

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta
Ústav pro životní prostředí

Studijní program: Ekologie a ochrana prostředí

Studijní obor: Ochrana životního prostředí



Bc. Marie Hovorková

Sukcese mravenců na výsypkách

Ant succession in post mining sites

Typ závěrečné práce:

Diplomová práce

Vedoucí práce: Prof. Ing. Mgr. Jan Frouz, CSc.

Praha, 2021

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně a že jsem řádně uvedla všechny použité zdroje a literaturu. Dále prohlašuji, že tato práce nebyla využita jako závěrečná práce k získání jiné nebo obdobné vysokoškolské kvalifikace.

V Praze dne:

Podpis:

Poděkování

Především děkuji svému školiteli Prof. Ing. Mgr. Janu Frouzovi, CSc. za věnovaný čas a za cenné rady a připomínky k diplomové práci. Dále bych chtěla poděkovat Mgr. Michalu Holci, Ph.D. za pomoc se sběrem materiálu, určením části vzorků mravenců, poskytnutí dat o abundanci mravenců a charakteristice prostředí z roku 2001 a za cenné rady. Mgr. Martinu Bartuškoví, Ph.D. a Bc. Tomáši Kopeckému bych chtěla poděkovat za dopravu na místa sběru. Členům Laboratoře environmentální chemie a analýz půd ÚŽP PřF UK bych chtěla poděkovat za poskytnutí rad ohledně zpracování vzorků půdy. Panu RNDr. Petru Wernerovi bych chtěla poděkovat za kontrolu správnosti determinace mravenců. RNDr. Oldřichu Hovorkovi, Ph.D. bych chtěla poděkovat za pomoc s determinací mravenců rodu *Myrmica* a s překladem práce Dlusskij (1967). Zároveň děkuji rodičům za pomoc a podporu při studiu.

Abstrakt

Sukcese je často studována za použití chronosekvencí, kdy v jednom bodě času sledujeme řadu různě starých ploch a jejich porovnáním usuzujeme, jaké změny proběhly v čase (space for time substitution). Jen málo studií však porovnává takto získané výsledky s daty získanými pomocí dlouhodobého sledování ploch. V této práci jsem po 19 letech opakovala studii, která zkoumala sukcesi společenstev mravenců na Sokolovských výsypkách, kde jsou k dispozici chronosekvence dvou typů ploch (přírodně sukcesních a rekultivovaných). Opakováním této studie jsem porovnala změny, které na jednotlivých plochách nastaly během času se změnami podél chronosekvence. Sledována byla i závislost výskytu různých ekologických skupin mravenců na sukcesním stáří lokality. Pomocí RDA modelu a rozkladu variance bylo zkoumáno, zda existuje statisticky významná interakce mezi různými stanovišti a jejich stářím.

Na ploše výsypek byl zjištěn nárůst počtu druhů. V roce 2020 byl zjištěn výskyt 22 druhů mravenců, z toho bylo nově nalezeno 5 druhů. Všechny nově zjištěné druhy jsou specialisty, dva z nich jsou dendrofilními druhy. Byl zjištěn statisticky významný nárůst abundance lesních specialistů se stářím lokality. Na abundanci ostatních specializovaných druhů měl statisticky významný vliv charakter prostředí, přičemž jejich větší abundance byla zjištěna na plochách vzniklých spontánní sukcesí. Nárůst abundance těchto druhů byl nejvyšší na plochách starých 20-30 let. Početně ale převažovaly eurytopní druhy mravenců, jejichž abundance byla o 1-2 řády vyšší než abundance specialistů. Výsledky PCA analýzy ukázaly korelaci výskytu dendrofilních druhů s korunovým zápojem a přítomností mrtvého dřeva. Výskyt druhů preferujících otevřená stanoviště koreloval s pokryvností mechu a bylin a s mocností fermentační vrstvy. RDA model ukázal statisticky významnou závislost mezi zkoumanými plochami a jejich stářím. Výsledky rozkladu variance ukázaly, že stáří vysvětlovalo 99,9% z celkové variability vysvětlené charakteristikami ploch a jejich stářím. Probíhající sukcesní změny společenstva mravenců na Sokolovských výsypkách získané studiem chronosekvencí se shodují s výsledky získanými pomocí dlouhodobého sledování ploch v čase. Použití chronosekvence (space for time substitution) tedy představuje vhodnou alternativu k dlouhodobým studiím.

Klíčová slova: mravenci, chronosekvence, sukcese, výsypka, těžba uhlí, severozápadní Čechy

Abstract

Succession is often studied by using a chronosequence. When using a chronosequence we study a set of sites with different ages at the same time and by comparing them we conclude what kind of changes occurred during time (space for time substitution). Only a few studies however compare how results obtained by using a chronosequence differ from those obtained by long-term studies. In my theses I repeated a study that investigated succession of ant communities on brown coal mining spoil dumps in Sokolov district after 19 years. There are chronosequences of two types of sites (spontaneous succession and recultivation) in Sokolov coal mining district. By repeating the original study I could compare changes that occurred during time with changes along a chronosequence. Relationship between occurrence of ant groups with different ecological requirements and age of site was also investigated. RDA model and variation partitioning were used to find out statistical significance between sites and their age.

An increase in number of species was recorded on the spoil dumps. 22 ant species were found in the year 2020, from which 5 species were new on the dumps. All the new species are specialists, two of them are dendrophilous. A statistically significant increase in abundance of forest species with site age was found. There was statistical significance between abundance of other specialists and habitat characteristics, higher abundance was found on spontaneous succession sites. An increase of abundance of these species was highest on 20-30 years old sites. The most numerous were eurytopic species however, their abundance was one or two orders of magnitude higher than abundance of specialists. The results of PCA analysis showed correlation between presence of dendrophilous species with canopy and presence of dead wood. Presence of species preferring open habitats correlated with moss and herb cover and with depth of fermentation layer. Statistically significant interaction between site characteristics and their age was shown by RDA model. Results from variation partitioning showed that age explained 99,9% of variation explained by combination of habitat characteristics and age. Found successional changes of ant communities on Sokolov coal mining district dumps obtained by chronosequences were comparable with results obtain by long-term study. Use of chronosequences (space for time substitution) thus represents suitable alternative to long-term studies.

Key words: ants, chronosequence, succession, spoil dump, coal mining, Northwestern Bohemia

Obsah

Seznam použitých zkratk	7
1. Úvod	9
2. Literární přehled	
2.1. Sukcese a metody jejího studia	10
2.2. Význam mravenců v ekosystémech	14
2.3. Mravenci jako bioindikátory stavu krajiny	15
2.4. Sukcese mravenců na postindustriálních stanovištích ve střední Evropě	16
3. Cíle práce a hypotézy	19
4. Materiál a metodika	
4.1. Charakteristika studované oblasti	19
4.2. Studované plochy	20
4.3. Sběr materiálu a dat	30
4.4. Zpracování vzorků	31
4.5. Statistické zpracování dat	32
5. Výsledky	
5.1. Složení společenstev a jeho změny v čase	34
5.2. Ekologie nalezených druhů a výskyt druhů různých ekologických nároků	
5.2.1. Nalezené druhy	38
5.2.2. Změny výskytu druhů s různými ekologickými nároky	41
5.3. Porovnání chronosekvencí a změn společenstva v čase	44
6. Diskuze	50
7. Závěr	55
Literatura	56

Seznam použitých zkratk

Alnus – dominantní dřevinou na stanovišti byla olše (*Alnus sp.*)

canopy – korunový zápoj

Clign – *Camponous ligniperda*

cypjil – přítomnost cyprisového jílu

drekat – přítomnost mrtvého dřeva vyjádřená kategoriálně

drevo – přítomnost mrtvého dřeva

Fcuni – *Formica cunicularia*

ferkat – kategoriálně vyjádřená mocnost fermentační vrstvy

fermcm – mocnost fermentační vrstvy v cm

Ffusca – *Formica fusca*

Flema – *Formica lemani*

Fprat – *Formica pratensis*

Frufa – *Formica rufa*

Frufib – *Formica rufibarbis*

Fsang – *Formica sanguinea*

herb% – pokryvnost bylinného patra na transektu vyjádřená v %

humcm – mocnost humusové vrstvy v cm

humkat – kategoriálně vyjádřená mocnost humusové vrstvy

jehlic – dominantní dřevinou na stanovišti byly jehličnany

kond – konduktivita půdy

Lacer – *Leptothorax acervorum*

Lbrun – *Lasius brunneus*

Lflav – *Lasius flavus*

Lfulig – *Lasius fuliginosus*

listna – dominantní dřevinou na stanovišti byly ostatní druhy listnatých stromů

Lniger – *Lasius niger*

Lplaty – *Lasius platythorax*

mech% – pokryvnost mechu na transektu vyjádřená v %

Mgal – *Myrmica gallienii*

Mlobic – *Myrmica lobicornis*

Mrubid – *Manica rubida*

Mrubra – *Myrmica rubra*

Mrugi – *Myrmica ruginodis*

Mrugul – *Myrmica rugulosa*

Msab – *Myrmica sabuleti*

Mscab – *Myrmica scabrinodis*

Mschen – *Myrmica schencki*

objhm – objemová hmotnost půdy

opad – pokryvnost opadu na transektu vyjádřená v %

pH – pH půdy

půda% – pokryvnost holé půdy na transektu vyjádřená v %

stari – stáří stanoviště

sukces – stanoviště vzniklé spontánní sukcesí

Tcaes – *Tetramorium caespitum*

vzdal – vzdálenost stanoviště od okolní krajiny

wavy – heterogenní povrch výsypky, sypané vlny

ztrzih – obsah organické hmoty v půdě

1. Úvod

Studium sukcese poskytuje široké konceptuální pozadí k pochopení většiny časových změn probíhajících v ekosystémech a jejich společenstvech. Aktuální je zejména v dnešní době, kdy dochází ke zvyšování míry antropogenních disturbancí. Na základě poznatků získaných studiem sukcese by mělo být například možné lépe předpovědět změny v biodiverzitě a ekosystémových službách (Prach and Walker, 2011). Dále jsou tyto poznatky využívány při obnově degradovaných prostředí nebo prostředí postižených disturbancí, jejímž cílem je vlastně na takovýchto místech sukcesi řídit uměle směrem k požadovanému stavu (Gibson and Brown, 1985; Prach and Walker, 2011).

Existuje více metod jak sukcesi studovat. Jednou z nich je dlouhodobé sledování vybrané plochy v průběhu času. Tato metoda je však velmi nepraktická, neboť vyžaduje studium v rámci desítek až stovek let. Alternativní metodou k tomuto přístupu je použití modelu „space for time substitution“, při kterém se využívá studium chronosekvencí. Jeho předpokladem však je, že se studované plochy liší pouze svým stářím a z toho důvodu bývá tato metoda často kritizována a její nevhodné použití může vést k zavádějícím výsledkům (Johnson and Miyanishi, 2008). Přitom empirických studií, které oba přístupy porovnávají, je málo a většinou se zabývají vegetací (Mudrák et al., 2016).

Mravenci představují jednu z nejúspěšnějších skupin živočichů osidlujících zemský povrch. V suchozemských biotopech jsou prakticky všudypřítomní, po člověku jsou zeměpisně nejrozšířenějšími sociálně žijícími tvory. Jejich biomasa je srovnatelná s biomasou lidstva a tvoří možná i více než polovinu veškeré biomasy hmyzu. Mravenci představují velmi významnou složku ekologie krajiny. Existuje u nich široká škála přizpůsobení k různorodým způsobům života a využívání potravních zdrojů. Jsou mezi nimi jak dravci, tak druhy živící se medovicí mšic a červců, semeny rostlin, houbami apod. Vstupují tím pádem do interakcí s řadou dalších organismů a mohou ovlivňovat jejich život a vývoj. Svoji činností se však mravenci také například podílí na tvorbě půdy a cyklu živin (Hölldobler and Wilson, 1990; Hölldobler and Wilson, 1997).

Pro svůj nesporný význam v přírodě jsou mravenci také často studovanou skupinou hmyzu a bývají využíváni v řadě studií hodnotících stav ekosystémů jako bioindikačně významná skupina.

Předmětem této práce je porovnání vývoje společenstev mravenců pomocí studia chronosekvencí a změnách v čase, ke kterým došlo na jednotlivých plochách.

2. Literární přehled

2.1. Sukcese a metody jejího studia

Sukcese je jedním z nejstarších ekologických konceptů (Chang and Turner, 2019; Johnson, 1979), který popisuje změny struktur společenstev v čase. Lze ji definovat jako „nesezónní, směrovaný a spojitý proces kolonizace a zániku populací jednotlivých druhů v určitém místě“ (Begon et al., 1997), který často následuje po disturbance proběhlé na daném místě (Chang and Turner, 2019; Prach and Walker, 2011). Můžeme rozeznávat několik typů sukcesních změn, například sukcesi alogenní, autogenní a v jejím rámci sukcesi primární a sekundární. Při alogenní sukcesi dochází ke změnám ve společenstvech vlivem změn vnějších geofyzikálně-chemických sil. Autogenní sukcese je výsledkem biologických procesů, které výrazně modifikují podmínky prostředí a zdroje na lokalitě. Příklady těchto procesů může být rostoucí akumulace opadu v lesním prostředí a vytváření humusové vrstvy nebo rostoucí zastínění korunovým zápojem. Nepůsobí při ní postupně se měnící abiotické vlivy vyvolané prostředím. K autogenní sukcesi dochází na nově obnažených místech (Begon et al., 1997). Podle charakteru stanoviště ji lze dále rozdělovat na primární a sekundární (Begon et al., 1997; Moravec, 1969). Dělení autogenní sukcese na primární a sekundární vypovídá o historii stanoviště (Chuman, 2008). V případě primární sukcese neovlivňovalo nově vzniklé stanoviště v minulosti žádné společenstvo. Tento typ sukcese probíhá na holých substrátech bez přítomnosti vegetace. Sekundární sukcese probíhá na stanovištích, kde došlo k částečnému nebo úplnému odstranění vegetace, ale zůstala zachována půda a semenná banka (Begon et al., 1997; Moravec, 1969). Na nově odkrytých místech trvá sukcese v řádu stovek let. Raně sukcesní druhy mohou ovlivnit podmínky stanoviště nebo dostupnost zdrojů a tím umožnit imigraci nových druhů (Begon et al., 1997).

Sukcese je komplexním procesem, který je ovlivňován mnoha faktory. Na společenstva organismů působí řada faktorů prostředí, které nemohou svým chováním ovlivnit a musí se jim přizpůsobit. Mezi nejvýznamnější faktory patří klima dané oblasti, matečný substrát, změny v topografii krajiny dané erozí a sedimentací materiálu a čas (Amundson and Jenny, 1997; Moravec, 1969). V průběhu sukcese je charakteristická provázanost změn způsobených abiotickými faktory a živou biotou, při kterých biocenóza mění charakter prostředí nebo podporuje změny prostředí způsobené vnějšími faktory a tyto změny mají následně vliv na charakter společenstva v daném prostředí (Moravec, 1969). Sukcese je často studovaná u rostlin a řada modelů zobecňujících průběh sukcese se týká rostlinných společenstev (Begon et al., 1997; Picket et al., 1987).

Nově vzniklá stanoviště většinou osidlují druhy, které se snadno rozšiřují, mají krátký životní cyklus a produkují velké množství semen, zatímco pozdně sukcesní druhy mají opačné vlastnosti (Gibson and Brown, 1985). Typický sled dominantních vegetačních forem je následující – raně sukcesními rostlinami jsou jednoleté rostliny a bylinné trvalky, s postupující sukcesí se objevují keře, dále raně sukcesní druhy stromů a nakonec pozdně sukcesní druhy stromů (Begon et al., 1997; Brown, 1985). Podle modelu facilitace raně sukcesní druhy ovlivňují podmínky prostředí, například mění půdní podmínky tím, že tvoří opad, obohacují půdu živinami, zvyšují její provzdušnění a schopnost vázat vodu. Tyto změny usnadňují osídlení stanoviště druhy typickými pro pozdnější stádia sukcese a naopak znesnadňují uchycení pionýrských druhů. Sukcesní řada takto pokračuje, dokud běžně přítomné druhy již významně půdní podmínky neovlivňují a/nebo již ostatní druhy nedokáží do prostředí vniknout a růst vedle těchto druhů (Gibson and Brown, 1985). Příčinou změn v prostředí je podle modelu vývoj společenstva a výskyt pozdně sukcesních druhů je závislý na změnách v podmínkách prostředí způsobených raně sukcesními druhy (Connell and Slatyer, 1977). Procesy popisované tímto modelem se mohou uplatňovat během primární sukcese, při které dochází k tvorbě půdy (Connell and Slatyer, 1977; Gibson and Brown, 1985).

Dalšími modely popisujícími sukcesí jsou model tolerance a model inhibice. Podle modelu tolerance jsou raně sukcesní druhy pouhými prvními kolonizátory dané oblasti a později jsou vytlačeny kompetičně silnějšími druhy (Gibson and Brown, 1985). Sukcese vede ke vzniku společenstva tvořeného organismy, které dokáží nejúčinněji využívat zdroje, eventuálně každý z těchto organismů může být specializován na jiný typ zdroje (Connell and Slatyer, 1977). Podle modelu inhibice dokáží všechny druhy potenciálně osídlit prostředí, neplatí, že by některé byly silnými kompetitory a vytlačily ty ostatní (Connell and Slatyer, 1977; Gibson and Brown, 1985). Prostředí může osídlit ten druh, který se na něj dostane jako první (Connell and Slatyer, 1977). Dominantními jsou dlouhověkové druhy, které se v prostředí dokáží udržet. K nahrazení dominantního druhu dochází při jeho poškození či smrti nebo vlivem disturbancí (Connell and Slatyer, 1977; Gibson and Brown, 1985). Během jednoho sukcesního procesu se však může uplatňovat více mechanismů (Picket et al., 1987). Pokud není prostředí, ve kterém žije společenstvo, narušováno velkými disturbancemi, dojde do ustáleného stádia (klimaxu), kdy jsou změny ve složení společenstva velmi malé, zpravidla dochází pouze k nahrazování uhynulých jedinců novými (Connell and Slatyer, 1977). Ke stabilizaci společenstva v daném prostředí může dojít i v případě, kdy změny prostředí způsobené vnějšími silami působí proti změnám prostředí způsobeným organismy nebo v případě, kdy je společenstvo ovlivněno místními klimatickými podmínkami, podzemní nebo záplavovou vodou (Moravec, 1969).

Při sukcesi rostlinných společenstev v terestrickém prostředí se v případě pomalé proměny podmínek v čase mění relativní konkurenceschopnost jednotlivých druhů rostlin. Dominanci druhů silně ovlivňuje relativní dostupnost limitujících živin a světla. V počátečních fázích sukcese je v prostředí dostatek světla, ale půda je chudá na živiny. S postupným vývojem půdy daným narůstajícím opadem a činností rozkladačů se zvyšuje obsah živin. To umožní postupný nárůst biomasy rostlin, čímž se zvyšuje míra zastínění. Rostliny si přestávají konkurovat o živiny v půdě a začínají si konkurovat o světlo (Begon et al., 1997; Chen and Taylor, 2012; Tilman, 1985).

Struktura společenstva rostlin má často vliv na společenstvo živočichů. Rostliny pro ně představují prostředí a navíc jsou rostliny základem potravních sítí (Begon et al., 1997; Brown, 1985). Živočichové často vyžadují ve svém prostředí určitou vegetační mozaiku (Johnsgard and Rickard, 1957; Law and Dickman, 1998; Ricarte et al., 2011; Slamova et al., 2012). Zároveň však i živočichové mohou mít v některých případech vliv na strukturu společenstev rostlin (Anderson and Loucks, 1979; Brown, 1985; Davidson, 1993; Edkins et al., 2008; Jacobs and Biggs, 2002) nebo měnit podmínky prostředí. Příkladem mohou být organismy, které se svou činností podílí na tvorbě půdy nebo mění půdní podmínky, jako jsou žížaly (Frouz et al., 2007; Lavelle, 1988; Syers and Springett, 1984), termiti (de Bruyn and Conacher, 1990; Jouquet et al., 2016; Wood, 1988) nebo mravenci (Cammeraat and Risch, 2008; de Bruyn and Conacher, 1990; Frouz and Jílková, 2008).

Sukcese společenstev hmyzu byla studována na různých disturbovaných plochách, často na polích (Corbet, 1995; Hendrix et al., 1988; Hokkanen and Raatikainen, 1977; Tscharrntke et al., 2011). Byly nalezeny paralely v průběhu sukcese mezi rostlinami a hmyzem. Analogií k malým jednoletým rostlinám produkujícím mnoho semen z raných fází sukcese jsou hmyzí herbivorní r-stratégové s vysokou fekunditou a krátkou generační dobou. Obdobou k rostlinám anemochorním nebo s malými semeny jsou skupiny hmyzu s malými, špatně aktivně létajícími dospělci, kteří se šíří na větší vzdálenosti jako vzdušný plankton, například mšice nebo třásněnky. Skupinou hmyzu, která nemá zjevnou analogii mezi rostlinami, jsou velké, dobře aktivně létající druhy hmyzu se schopností aktivně překonávat velké vzdálenosti, například velké včely a motýli. Na stanovištích krátce po disturbanci se tudíž dají nejdříve očekávat malé druhy hmyzu šířící se jako vzdušný plankton a velké dobře létající druhy. V průběhu sukcese narůstá druhové bohatství i denzita. S postupující sukcesí rostlinného společenstva se zvyšuje počet druhů, prostorová heterogenita a narůstá počet nik.

V průběhu sukcese se mění i zastoupení různých trofických skupin hmyzu. V prvních letech je společenstvo druhově chudé a převažují nesespecializovaní fytofágové. V následujících letech

dochází ke snížení jejich abundance, objevují se specializovaní fytofágové a zvyšuje se počet druhů parazitoidů a predátorů. Druhové bohatství a denzita predátorů vzrůstá relativně pomalu, protože potřebují dostatečně početné populace své kořisti a jejich vývojový cyklus bývá delší. Se zvyšujícím se počtem rostlinných druhů se zvyšuje i druhové bohatství opylovačů a obecně hmyzu vázaného na květy rostlin. Tvrzení jsou zobecněna na základě studia zejména motýlů, čmeláků, samotářských včel a střevlíků, jiné skupiny hmyzu většinou nebyly studovány na druhové úrovni nebo vůbec (Corbet, 1995).

Sukcesi je možné studovat přímo pomocí dlouhodobého sledování ploch v průběhu několika desítek až stovek let (Johnson and Miyanishi, 2008). Druhým způsobem je použití modelu „space for time substitution“, u kterého se využívají pozorování současného stavu ploch v různých fázích sukcese a na základě těchto pozorování se modelují změny proběhlé v čase. Tento model se využívá v řadě vědních oborů jako alternativa k dlouhodobým studiím (Damgaard, 2019; Johnson and Miyanishi, 2008; Pickett, 1989; Wogan and Wang, 2017). Při jeho využití se v jednom bodě času sleduje několik různě starých ploch s podobnými vlastnostmi, které představují jednotlivé fáze sukcese (chronosekvence) a na základě jejich porovnání se usuzuje na změny proběhlé v čase (Damgaard, 2019; Johnson and Miyanishi, 2008; Wogan and Wang, 2017). Model předpokládá, že faktory, které v ekologickém procesu řídí prostorové změny, zároveň řídí i časové změny, protože prostorové a časové změny jsou ekvivalentní (Pickett, 1989; Wogan and Wang, 2017). Dalším předpokladem modelu je, že sledované plochy prošly během svého vývoje stejnými podmínkami, například, že klimatické podmínky nebo vývoj půdy byly na všech lokalitách stejné (Pickett, 1989). Jinými slovy, model předpokládá, že jediný faktor, kterým se jednotlivé plochy v rámci chronosekvence odlišují, je jejich věk a na všech plochách byly během jejich vývoje stejné abiotické i biotické podmínky (Johnson and Miyanishi, 2008), což ovšem v řadě případů nemusí být splněno (Damgaard, 2019). Z těchto důvodů bývá využívání modelu „space for time substitution“ kritizováno. Pokud na jednotlivých sledovaných stanovištích panovaly v průběhu jejich vývoje odlišné podmínky nebo došlo v průběhu vývoje určitých stanovišť v rámci chronosekvence ke změnám některých podmínek, mohou být závěry vyvozené ze studia takovéto chronosekvence chybné či zavádějící (Johnson and Miyanishi, 2008; Pickett, 1989). Lze si položit otázku, jak by se odlišovaly výsledky získané studiem chronosekvence od dlouhodobého sledování plochy.

Postindustriální stanoviště poskytují možnost studovat sukcesi různých společenstev, neboť potenciálně poskytují řadu různě starých stanovišť od počáteční fáze holé půdy po pozdně sukcesní prostředí lesa (Frouz et al., 2008; Roubíčková, 2013; Sipos et al., 2017). V rámci postindustriálních oblastí jsou pro studium sukcese pomocí využití chronosekvencí vhodné

bývalé těžební oblasti. Během těžební činnosti opakovaně vznikají „post-mining habitats“ a jejich historie bývá dobře zdokumentovaná (Frouz et al., 2008; Roubíčková, 2013). V prostředí lomů a výsypek dochází k obnažení substrátu, často v nich však zůstávají zachovány skrývkové etáže, které obsahují zbytky půdních horizontů a zvětraliny matečné horniny. Ve skrývkovém substrátu mohou být obsaženy diaspory, zásoby živin a může mít schopnost vázat vodu. Z tohoto důvodu lze sukcesi probíhající na výsypkách považovat za přechod mezi primární a sekundární sukcesí (Chuman, 2008). Ve své práci se zabývám sukcesí společenstev mravenců na výsypkách po těžbě hnědého uhlí na Sokolovsku. Na Sokolovských výsypkách jsou k dispozici dvě chronosekvence - rekultivovaných ploch a ploch vzniklých spontánní sukcesí. V roce 2001 na nich byla studována společenstva mravenců a výsledky studie jsou uvedeny v článku Holec and Frouz (2005). Svou práci na tuto studii navazují. K dispozici tak budu mít jak vlastní data o sukcesi společenstev mravenců získané pomocí studia chronosekvence, tak zároveň i data z původní studie. Na jejich základě budu moci porovnat, jak se změnila sledovaná stanoviště a společenstva mravenců, která se na nich nacházejí, během proběhlých devatenácti let a porovnat, jak nastalé změny odpovídají výsledkům získaným pomocí studia chronosekvence v roce 2001.

2.2. Význam mravenců v ekosystémech

Mravenci představují významnou a nezastupitelnou složku ekosystémů a ekologie krajiny. Jsou druhově početnou skupinou eusociálně žijícího blanokřídlého hmyzu (Hölldobler and Wilson, 1990; Hölldobler and Wilson, 1997; Žďárek, 2013). V roce 2015 bylo popsáno přibližně 12 800 druhů (Boudinot, 2015), ovšem celkový počet druhů mravenců je specialisty odhadován na dvoj- až trojnásobek. Z hlediska počtu druhů představují sice jen necelá dvě procenta známých druhů hmyzu, jsou ovšem velmi početní a tvoří víc jak polovinu veškeré biomasy hmyzu (Hölldobler and Wilson, 1990; Hölldobler and Wilson, 1997; Žďárek, 2013). Svoji činností se podílí na tvorbě půdy a hrají roli v cyklu živin (Agosti et al., 2000; Hölldobler and Wilson, 1990; Hölldobler and Wilson, 1997; Folgarait, 1998; Lavelle et al., 2006; Petal, 1978). Budováním zemních hnízd zvyšují pórovitost půdy. Pokud si tvoří kupu, vynáší půdu z hlubších vrstev na povrch a do hnízda donáší organický materiál z okolí. Ovlivňují také například pH půdy, které se posouvá k neutrálním hodnotám, především v blízkosti hnízda (Folgarait, 1998; Frouz and Jílková, 2008). V některých oblastech, například v lesích v Nové Anglii, přemísťují mravenci stejné množství půdy jako žížaly a v tropických lesích je svou činností předčí (Hölldobler and Wilson, 1990).

Ve svém prostředí vstupují mravenci do interakcí s řadou dalších organismů. V průběhu evoluce se u nich vyvinula široká škála morfologických přizpůsobení k různým způsobům života a využívání velkého spektra potravních zdrojů. Jsou například nejvýznamnějšími predátory hmyzu, pavouků a jiných drobných bezobratlých (Hölldobler and Wilson, 1997; Žďárek, 2013). Řada druhů mravenců se živí medovicí červců a mšic, které si chovají, což má širší ekologické důsledky. Mravenci například snižují početnost ostatních herbivorů, kteří se nacházejí na rostlině, a mají vliv na prostorové rozmístění určitých predátorů mšic a také snižují jejich početnost. To, že činností mravenců se na rostlině namnoží mšice, na ni může mít negativní vliv. V některých případech ovšem naopak mravenci zvyšují fitness rostlin tím, že na nich loví ostatní herbivory, kteří rostliny poškozují více než mšice (Styrsky and Eubanks, 2007). Jiné druhy se živí semeny rostlin, přičemž se občas stane, že semeno, které si nesou do hnízda jako potravu, ztratí, a to tak může vyklíčit na nové lokalitě (Handel and Beattie, 1990; Hölldobler and Wilson, 1997). Řada druhů mravenců však žije s rostlinami v mutualistickém vztahu. Rostliny vytváří na semenech elaiozómy, dužnaté přívěsky bohaté na tuky a živiny. Mravenci si tato semena odnáší do hnízda, konzumují pouze elaiozóm a nepoškozené semeno poté odnesou na povrch a odhodí ho (Handel and Beattie, 1990; Lengyel et al., 2010). Významným způsobem se tak podílí na šíření semen rostlin (Gorb and Gorb, 2003; Handel and Beattie, 1990; Hölldobler and Wilson, 1990; Christianini and Oliveira, 2010; Wolff and Debussche, 1999). Mravenci také sami představují potravu pro mnoho predátorů hmyzu (Agosti et al., 2000).

2.3. Mravenci jako bioindikátory stavu krajiny

V posledních desetiletích jsou mravenci intenzivně studováni. To se projevuje na rychlém nárůstu počtu známých druhů. Dle Hölldoblera a Wilsona (1990) bylo kolem 8 800 druhů mravenců, ti samí autoři však o patnáct let později uvádějí (Wilson and Hölldobler, 2005) počet známých druhů již kolem 11 000. Recentně Boudinot (2015) uvádí, že počet známých druhů je kolem 12 800 a v tomto roce je podle databáze AntWeb známo přes 13 900 druhů mravenců (AntWeb v8.58.1, 2021).

Mravenci jsou významnými indikátory změn krajiny (Folgarait, 1998; Tiede et al., 2017; Underwood and Fisher, 2006). Primární sukcese společenstev mravenců a sukcese na rekultivovaných postindustriálních stanovištích je často studována v Austrálii (Andersen, 1993; Bisevac and Majer, 1999; Jackson and Fox, 1996; Majer et al., 1984; Majer, 1985; Majer and Nichols, 1998; van Schagen, 1986). Mravenci tam představují klíčovou skupinu, která je velmi diverzifikovaná a početná a plní řadu ekologických funkcí, které jsou zmiňované v textu výše,

jako například podíl na cyklu energie a živin, tvorbě půdy, rozšiřování semen nebo predace ostatních bezobratlých (Cooper, 2018). V Austrálii jsou z toho důvodu mravenci využíváni jako bioindikačně významná skupina ke zhodnocení úspěšnosti rekultivace bývalých těžebních prostorů a v řadě dalších krajinnotvorných a stav ekosystémů monitorujících studií (Andersen, 1995; Andersen et al., 2004; Cooper, 2018; Majer, 1983).

V Evropě je sukcese mravenců na postindustriálních stanovištích zkoumána také (Dunger et al., 2001; Dvořáčková et al., 2018; Holec and Frouz, 2005; Seifert and Prosche, 2017), větší pozornost je však věnována jiným skupinám bezobratlých. Příkladem skupin, u kterých je sukcese na postindustriálních stanovištích rovněž zkoumána, jsou střevlíci (Hejkal, 1985; Kędzior et al., 2014; Kędzior et al., 2017; Mantič and Stanovský, 1990; Nenadál, 1987; Schwerk, 2014; Sipos et al., 2017) a pavouci (Mrzljak and Wiegler, 2000; Pekár, 1997) a obě skupiny jsou využívány jako bioindikátory. Taxonomie a ekologie střevlíků je (především na severní polokouli) dobře prozkoumaná (Kotze et al., 2011; Lövei and Sunderland, 1996; Rainio and Niemela, 2003). Střevlíci jsou citliví na podmínky prostředí, například na změny teploty, vlhkosti, na fragmentaci lesa (Koivula, 2011; Kotze et al., 2011; Rainio and Niemela, 2003) a na znečištění (Ghannem et al., 2017; Koivula, 2011; Kotze et al., 2011) a změny ve složení jejich společenstva tak indikují změny prostředí. Často jsou proto využívány jako bioindikačně významná skupina (Borchard et al., 2014; Farkač et al., 2006; Hůrka et al., 1996; Koivula, 2011; Kotze et al., 2011; Rainio and Niemela, 2003) a pro různá území jsou všechny na nich žijící druhy přiřazeny k jasně definovaným skupinám podle šíře jejich ekologické valence (Farkač et al., 2006; Hůrka et al., 1996; Rainio and Niemela, 2003). Podobné změny ve složení společenstva jako u střevlíků byly v různých habitatech pozorovány i u pavouků (Niemelä et al., 1996), kteří jsou podobně jako střevlíci dobře prozkoumanou skupinou (Borchard et al., 2014; Marc et al., 1999), která je rovněž využívána jako bioindikačně významná (Buchar, 1983; Borchard et al., 2014; Maelfait and Hendrickx, 1997; Marc et al., 1999).

2.4. Sukcese mravenců na postindustriálních stanovištích ve střední Evropě

Složení společenstev mravenců, jejich druhové bohatství a biomasu ovlivňuje z velké míry vlhkost a teplota půdy (Seifert, 2017; Seifert and Prosche, 2017). Mravenci jsou termofilní skupinou hmyzu a jejich počet druhů i biomasa se s teplotou zvyšuje, při příliš vysokých teplotách však opět klesá. Z hlediska vlhkosti půdy je v temperátní zóně Evropy největší druhové bohatství mravenců v prostředí se suchými až velmi suchými půdami (Seifert, 2017). Na složení společenstva mravenců má vliv také struktura vegetace, dostupnost míst k založení hnízda (Dvořáčková et al., 2018; Gallé, 1991; Gallé et al., 1998; Járdán et al., 1993), zdroj

potravy (Dvořáčková et al., 2018) a osídlení stanoviště ostatními druhy mravenců (Dauber and Wolters, 2005; Dvořáčková et al., 2018; Gallé, 1991; Gallé et al., 1998; Punttila, 1996). Oblasti vzniklé spontánní sukcesí nemusí v porovnání s rekultivovanými oblastmi nabízet více míst k založení hnízda, mohou se na nich však k jeho založení nacházet vhodné substráty jako mrtvé dřevo (Dvořáčková et al., 2018). Třtina křovištní (*Calamagrostis epigejos*) vytváří značné množství biomasy a silnou vrstvu opadu, který brání klíčení ostatních rostlin. Je navíc kompetičně silným druhem (Prach and Pyšek, 2001; Pruchniewicz and Zolnierz, 2017). V místech s porosty třtiny tak vznikají travinná společenstva a sukcese postupující směrem k lesnímu prostředí bývá zastavena (Mudrák et al. 2016; Prach and Pyšek, 2001), což zároveň brání osídlení prostředí lesními a dendrofilními druhy mravenců (Dvořáčková et al., 2018).

Na raně sukcesních stanovištích bývají společenstva mravenců druhově chudá, Abundance druhů, které se na nich nacházejí, však bývá vysoká (Dvořáčková et al., 2018; Holec and Frouz, 2005). Druhy, které je často kolonizují, bývají druhy preferující otevřená stanoviště jako *Lasius niger*, zástupci rodu *Tetramorium* a zástupci podrodu *Serviformica* (Dunger et al., 2001; Dvořáčková et al., 2018; Seifert and Prosche, 2017). *Lasius niger* je eurytopním druhem, je tedy schopný osídlit širokou škálu prostředí (Bezděčka and Bezděčková, 2011; Czechowski et al., 2002). Je také poměrně agresivní (Seifert, 1992) stejně jako například *Tetramorium ceaspitum* (Czechowski et al., 2002) a oba druhy jsou vysoce teritoriální. Poté co vytvoří kolonie, je pro ostatní druhy mravenců obtížné je kompetičně nahradit (Dvořáčková et al., 2018). Zástupci podrodu *Serviformica* naopak nebývají agresivní a vyhýbají se soubojům s ostatními mravenci (Seifert and Schultz, 2009) na rozdíl od agresivních a teritoriálních zástupců ostatních podrodů rodu *Formica* (Pisarski and Vepsäläinen, 1989). Z rodu *Formica* však dokáží kolonii samostatně založit jen samičky příslušející k podrodu *Serviformica*, zástupci ostatních podrodů jsou sociálními parazity a využívají je jako otročící mravence, protože královna dokáže vychovat dělnice pouze s jejich pomocí (Bezděčková and Bezděčka, 2011; Czechowski et al., 2002).

Během časnějších stádií sukcese se může vývoj společenstev mravenců ubírat různými směry v závislosti na podmínkách prostředí. Seifert and Prosche (2017) zjistili na plochách vzniklých spontánní sukcesí starých kolem 20 let na výsypce po těžbě hnědého uhlí tři různé typy společenstev mravenců v závislosti na fyzikálně-chemických podmínkách prostředí. Na stanovišti s vyšší vlhkostí půdy, dostatečných množstvím živin a nízkou mírou osvětlení došlo ke změně středně druhově bohatého společenstva otevřených stanovišť na druhově chudé společenstvo tvořené především eurytopním druhem *Myrmica rubra*. Na stanovišti s dostatečnou vlhkostí, zásobou živin a mírou oslunění s postupným zarůstáním keří se měnilo

společenstvo mravenců od společenstva otevřených stanovišť (*Formica cinerea*, *F. cunicularia*, *Lasius emarginatus*, *Myrmica scabrinodis*) směrem ke společenstvu listnatého lesa (*Lasius platythorax*, *Temnothorax crassispinus*, *Leptothorax acervorum*). Na oligotrofním stanovišti s nízkou vlhkostí a vysokou mírou oslunění, které nezarostlo keři ani bylinnou vegetací vzniklo velmi cenné společenstvo druhů otevřených stanovišť s řadou vzácných druhů mravenců.

S postupující sukcesí směrem k lesu jsou však druhy otevřených stanovišť postupně nahrazeny lesními druhy (Deconinck et al., 2010; Dunger et al., 2001; Seifert and Prosche, 2017). Dunger et al. (2001) nenalezl na výsypce po těžbě hnědého uhlí ve východním Německu staré kolem 45 let žádná hnízda druhů, které kolonizovaly oblast během časných stádií. Seifert and Prosche (2017) na stejné výsypce zjistili u stejně starých stanovišť převahu lesních druhů mravenců, jejichž hnízda představovala tři čtvrtiny z veškerých nalezených hnízd, zatímco u druhů otevřených stanovišť to bylo pouze 5%. Na stanovištích starých 65 let představovaly lesní druhy již téměř jedinou skupinu, která se v oblasti vyskytovala, a druhy otevřených stanovišť zmizely úplně. Sociálně parazitické druhy se na stanovištích objevují až v okamžiku, kdy jsou v nich již založeny kolonie jejich hostitelských druhů (Dvořáčková et al., 2018). Stejnou posloupnost osidlování stanovišť nejprve druhy mravenců, u kterých dokáže královna založit hnízdo samostatně a následně sociálně parazitickými druhy, u nichž dokáže královna vychovat vlastní dělnice jen s pomocí otročících druhů, byla zjištěna i v pracích studujících sukcesi mravenců ve vypálených a ve vykácených lesích ve Finsku (Punntila et al., 1991; Punntila and Haila, 1996). V těchto pracích bylo dále zjištěno, že v pozdních stádiích sukcese vznikaly nové kolonie převážně rozdělením kolonií již existujících.

Dvořáčková et al. (2018), která zkoumala společenstva mravenců v postindustriální oblasti, zjistila, že v části ponechané sukcesi se nacházelo více druhů mravenců než v té rekultivované. Seifert and Prosche (2017) obdobně zjistili nižší druhové bohatství mravenců na rekultivovaných částech výsypky ve srovnání s okolní krajinou. Plocha vzniklá sukcesí se z hlediska druhové diverzity více podobala stavu v neovlivněné krajině. Dendrofilní druhy byly ve srovnání s okolní krajinou na obou typech postindustriálního stanoviště poměrně vzácné. Relativní abundance sociálních parazitů se zvyšovala od rekultivované plochy k sukcesní a k neovlivněné okolní krajině. Na každém typu stanoviště se nacházely druhy, které se v ostatních nevyskytovaly. Studie ukazuje, že utváření společenstva mravenců v oblastech, kde se těžilo, je složitější než u jiných členovců (Dvořáčková et al., 2018). Potenciál postindustriálních stanovišť jako refugií pro vzácné nebo ohrožené druhy je v případě mravenců nižší než u jiných taxonů (Dvořáčková et al., 2018; Tropek et al., 2014).

3. Cíle práce a hypotézy

1) Hlavním cílem diplomové práce je porovnat sukcesní změny společenstva mravenců získané na základě sledování chronosekvencí ploch se sukcesními změnami, které na jednotlivých plochách nastaly během času.

2) Dalším cílem je zjistit, jak se v průběhu uplynulých dvou desetiletí změnila sledovaná stanoviště, jak se na těchto stanovištích změnilo složení společenstev mravenců a na základě těchto zjištění popsat sukcesní změny společenstev mravenců, které proběhly na výsypkách po těžbě hnědého uhlí. Předpokládám, že na výsypkách došlo během proběhlých devatenácti let od předchozího výzkumu ke změnám ve složení společenstev mravenců, podmíněným změnami prostředí, zejména vegetačního pokryvu a to díky tomu, že raně sukcesní plochy jsou pořád přítomny a s postupem času přibývají plochy starší. Sukcese vegetačního pokryvu přináší zákonité změny fyzikálních podmínek prostředí, zejména míry zastínění a tím i teploty a vlhkosti půdního substrátu. Na výsypce bude tudíž i větší variabilita těchto podmínek.

Práce sleduje následující hypotézy:

I.) Sukcesní změny společenstva mravenců získané na základě sledování chronosekvencí ploch se budou shodovat se sukcesními změnami, které na jednotlivých plochách nastaly během času.

II.) Dá očekávat mírné zvýšení počtu druhů na výsypkách mezi prvním a druhým sledováním nebo přinejmenším změny v denzitě stávajících druhů.

III.) Eurytopní druhy mravenců budou během sukcese nahrazeny druhy specializovanými, s užší ekologickou valencí.

IV.) Podíl lesních specialistů bude v průběhu sukcese narůstat.

V.) Ostatní specializované skupiny mravenců budou z hlediska ekologických nároků na prostředí představovat různorodou skupinu.

4. Materiál a metodika

4.1. Charakteristika studované oblasti

Studovaná oblast se nachází na severozápadě Čech poblíž Chodova a Sokolova. Výzkum probíhal v oblasti výsypek po těžbě hnědého uhlí na Velké podkrušnohorské výsypce, konkrétně na Vintířovské výsypce, která tvoří její východní část a na výsypce Pastviny, která tvoří její centrální část a dále v okolní krajině v oblasti mezi Lomnicí a Svatavou poblíž hnědouhelného lomu Jiří. Průměrná roční teplota v oblasti je 7 – 8 °C, průměrný roční úhrn srážek je 600 – 650 mm a nadmořská výška je 450 – 550 m n. m. Plocha výsypek je tvořena

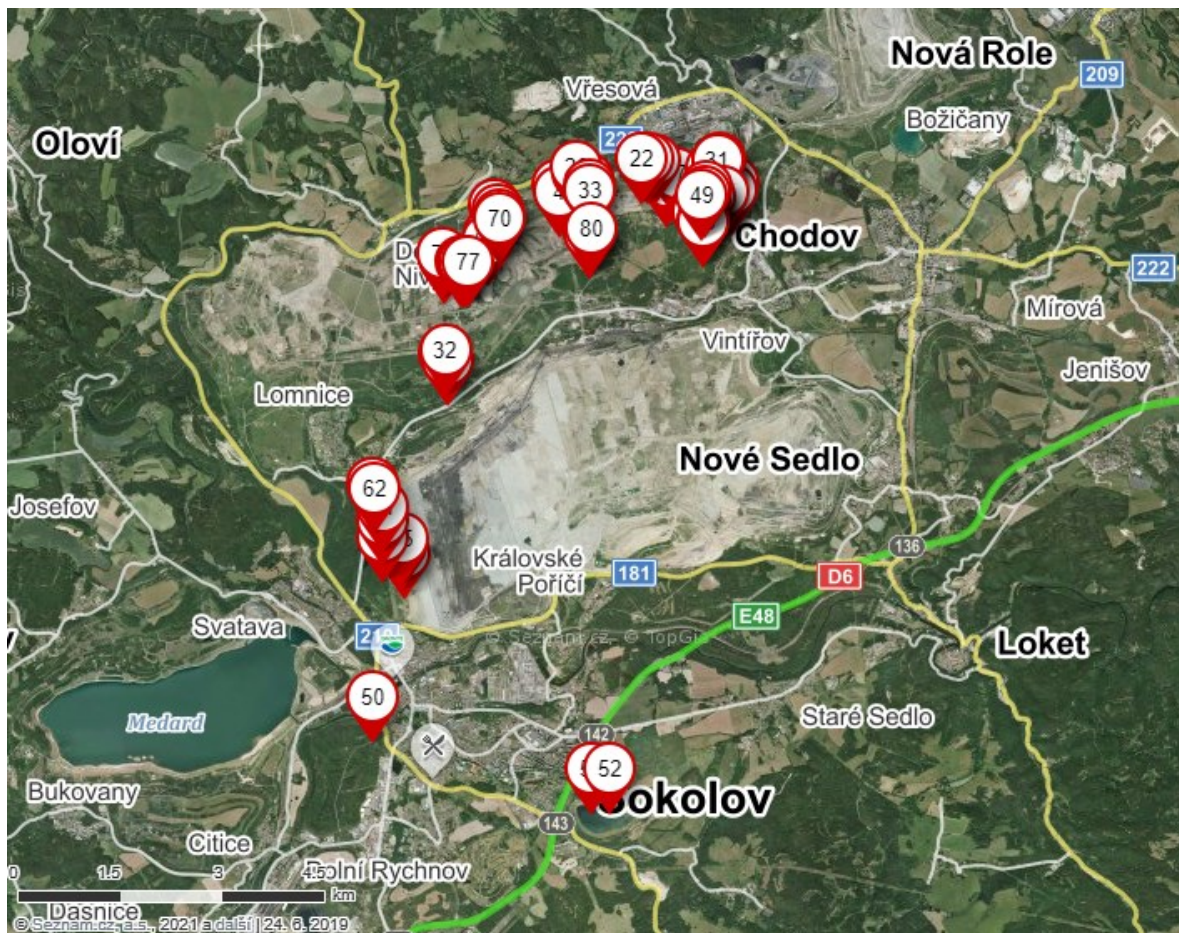
převážně třetihorními jíly cyprisového souvrství (název je odvozen od zkamenělých pozůstatků ostrakoda *Cypris angusta*) (Holec and Frouz, 2005). Ty jsou mírně alkalické, jejich pH hodnota se pohybuje kolem 8 (Holec and Frouz, 2005; Frouz, 2006; Frouz et al., 2008). Jsou tvořeny směsí kaolinitu, illitu, montmorillonitu, quartzu a vápence a jsou bohaté na základní živiny (Frouz, 2006; Frouz et al., 2008).

4.2. Studované plochy

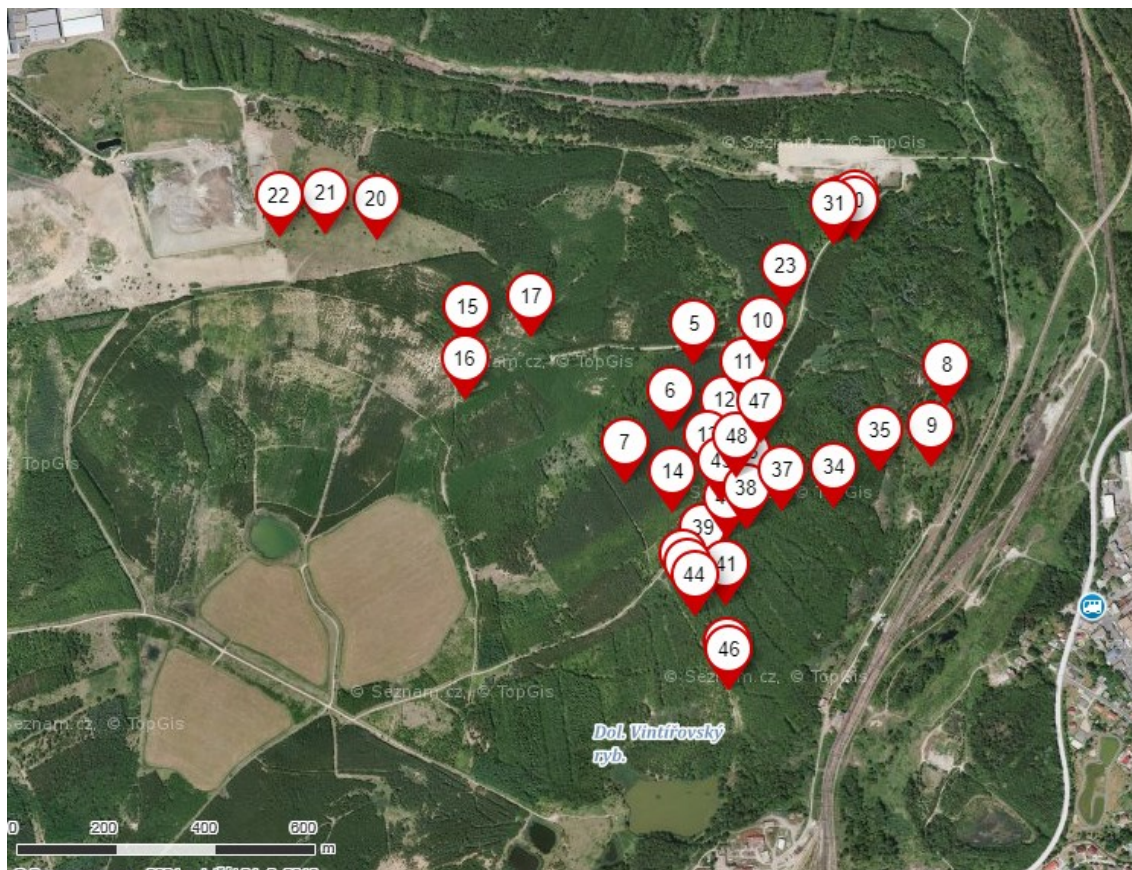
Výzkum probíhal na výsypce na plochách vzniklých spontánní sukcesí, na plochách lesnický rekultivovaných a dále v okolní krajině. Stanoviště vzniklá spontánní sukcesí se nachází především na výsypce Pastviny. Na těchto stanovištích byly jíly sypány v pásech. Povrch výsypky je z tohoto důvodu heterogenní, tvoří ho rovnoběžné vlny vysoké kolem metru, které jsou od sebe vzdáleny 4 – 8 metrů (Frouz et al., 2008). V depresích dochází k usazování opadu. Lesní porost je tvořen především olšemi (*Alnus* spp.), břízou bělokorou (*Betula pendula*), topolem osikou (*Populus tremula*) a smrkem (*Picea* spp.), na mladších stanovištích bez souvislého porostu je hojně zastoupena i vrba jíva (*Salix caprea*) a místy zde roste růže (*Rosa* sp.). Les, který vyrostl na těchto stanovištích, byl řidší a světlejší než les vysazovaný na rekultivovaných stanovištích. Lesnický rekultivovaná stanoviště se nachází především na Vintířovské výsypce. Na rekultivovaných stanovištích byl povrch výsypky před vysazováním stromů urovnán. Hlavními dřevinami, které byly vysazovány, jsou olše (*Alnus* spp.) (Frouz et al., 2001), dále duby (*Quercus* spp.), smrky (*Picea* spp.) a borovice (*Pinus* spp.) (Holec and Frouz, 2005). Rekultivace probíhaly v letech 1974, 1978, 1989 a 1995 (Frouz et al., 2001). Lesní porost je většinou velmi hustý s hustým a vysokým podrostem travin (Poaceae). Stanoviště v okolní krajině představovala louka na opuštěném poli a dále přiléhající listnatý les, ve kterém představoval dominantní dřevinu javor (*Acer* sp.). Stáří těchto lokalit je zhruba kolem 80 let.

V obou letech výzkumu proběhl sběr dat na 62 stanovištích. Z toho bylo ve 47 případech možné uskutečnit v roce 2020 sběr dat na stejných stanovištích, která byla zkoumána v roce 2001. Zbýlých 15 původních stanovišť zaniklo nebo na nich z jiných důvodů nebylo možné provést v roce 2020 opakovaný sběr. Pokud to bylo možné, byla tato stanoviště nahrazena nově vybranými náhradními stanovišti. Práce byla doplněna o iniciální stanoviště vzniklá spontánní sukcesí nacházející se v oblasti výsypky. V součtu proběhl v roce 2020 sběr na 8 stanovištích v okolní krajině, z toho se nacházela 4 stanoviště na loukách a 4 v lesním prostředí. V prostředí výsypky proběhl sběr na 54 stanovištích. Z nich bylo 34 stanovišť rekultivovaných a 20 stanovišť vzniklo spontánní sukcesí.

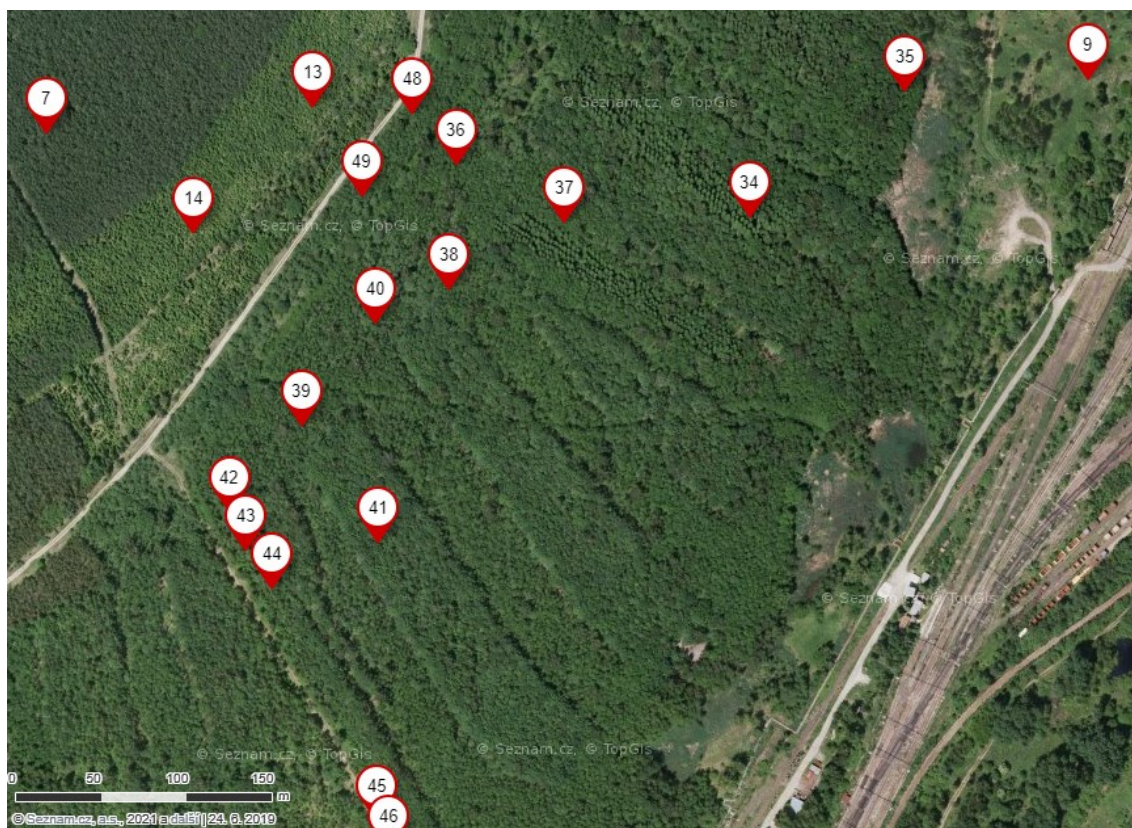
Práce byla doplněna o nové iniciální plochy vzniklé spontánní sukcesí. Jedná se o stanoviště č. 68 – 70 vzniklá v roce 2000 a stanoviště č. 65 – 67 vzniklá v roce 2002. V několika případech nebylo možné opakovat sběr na původních stanovištích z roku 2001. Původní stanoviště v okolní krajině (č. 53 – 62) byla odtěžena a dvě stanoviště vzniklá spontánní sukcesí na nasypných vlnách (č. 3 a 4) byla urovnána. V těchto případech byla vybrána nová stanoviště svým charakterem reprezentující ta původní zaniklá. V roce 2001 probíhal sběr v okolní krajině na otevřených stanovištích a v listnatém lese s dominantními dřevinami topoly (*Populus* spp.) a břízami (*Betula* spp.) v zemědělské krajině opuštěné před 40 až 60 lety (Holec and Frouz, 2005). Jako nové lokality pro sběr v okolní krajině byly vybrány louka na opuštěném poli a přiléhající listnatý les s dominantní dřevinou javorem (*Acer* sp.). Obě lokality se nachází mezi Lomnicí a Svatavou poblíž hnědouhelného lomu Jiří a jejich odhadované stáří je kolem 80 let. V případě stanovišť vzniklých na nasypných vlnách, které byly zarovnané, proběhl sběr na lokalitách v těsné blízkosti, u kterých zůstal heterogenní povrch zachován. Na patnácti dalších stanovištích – např. rekultivovaná stanoviště č. 8, 9, 18, 19 nebo stanoviště č. 32 vzniklé spontánní sukcesí (podrobnosti jsou uvedeny v přehledu jednotlivých stanovišť) nebylo možné sběr opakovat z důvodu jejich zániku nebo z jiných důvodů. Jako náhradní plochy byl vybrán les vzniklý rekultivací s dominantní dřevinou olší (stanoviště č. 75 – 80) a stanoviště vzniklá spontánní sukcesí na nasypných vlnách na výsypce Pastviny (stanoviště č. 72 – 74).



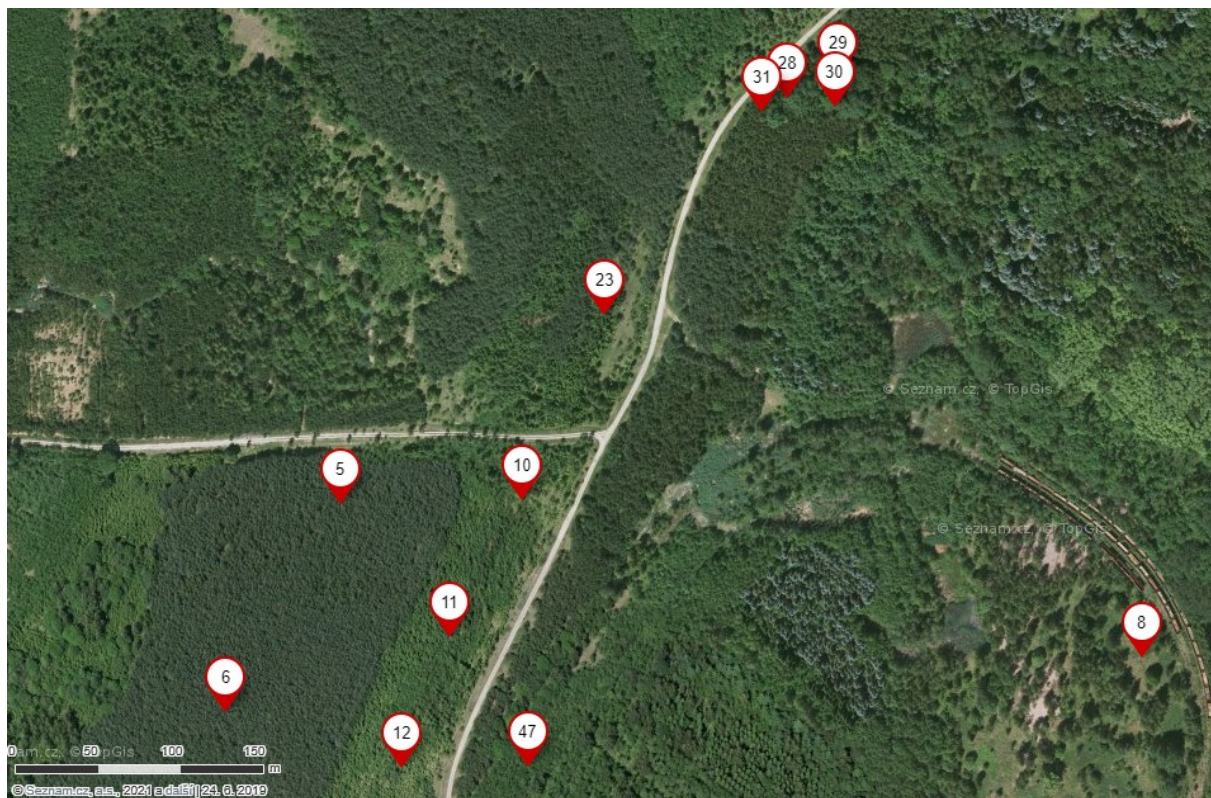
Obr. 1: Zájmové území, na kterém probíhal sběr dat (zdroj: Mapy.cz)



Obr. 2: Stanoviště v oblasti Vintřovské výsypky (zdroj: Mapy.cz)



Obr. 3: Stanoviště v jihovýchodní části Vintřovské výsypky (zdroj: Mapy.cz)



Obr. 4: Stanoviště v severovýchodní části Vintřovské výsypky (zdroj: Mapy.cz)



Obr. 5: Stanoviště v oblasti výsypky Pastviny (zdroj: Mapy.cz)



Obr. 6: Stanoviště v západní části výsypky Pastviny (zdroj: Mapy.cz)



Obr. 7: Stanoviště v jižní části výsypky Pastviny (zdroj: Mapy.cz)



Obr. 8: Stanoviště v okolní krajině v oblasti mezi Lomnicí a Svatavou (zdroj: Mapy.cz)

1, 2: stanoviště vzniklá spontánní sukcesí s heterogenním povrchem (nasypané vlny), vznik v roce 1990, v roce 2001 holé plochy, v depresích třtina křovištní (*Calamagrostis epigejos*), v roce 2020 křoviny a mladé stromky (sběr a determinace M. Hovorková)

3, 4: stanoviště vzniklá spontánní sukcesí s heterogenním povrchem (nasypané vlny), vznik v roce 1998, v roce 2001 holé plochy, v depresích třtina křovištní, v roce 2020 byly vybrány plochy zarostlé travinami a křovinami v blízkosti, původní stanoviště byla urovnaná (sběr a determinace M. Hovorková)

5 – 7: lesnická rekultivace, vznik stanovišť v roce 1984, v roce 2001 dominance třtina křovištní, v roce 2020 hustý lesní porost, výsadba olše, borovice a smrku (sběr a determinace M. Hovorková)

8, 9: stanoviště s polopřirozeným bezlesím na bázi Vintířovské výsypky, vznik v roce 1970, v roce 2020 sběr neprobíhal

10 – 14: lesnická rekultivace, vznik stanovišť v roce 1989, v roce 2001 dominance třtina křovištní, v roce 2020 hustý lesní porost, výsadba olše, borovice a smrku (sběr a determinace M. Hovorková)

15 – 17: lesnická rekultivace, vznik stanovišť v roce 1995, v roce 2001 dominance třtiny křovištní, v roce 2020 hustý lesní porost, výsadba olše (sběr a determinace M. Hovorková)

18 – 19: stanoviště vzniklá v roce 1970, urovnaný povrch, v roce 2020 sběr neprobíhal

20 – 22: rekultivovaná stanoviště vzniklá v roce 1998, louka, v roce 2020 místy solitérní stromy (smrk, modřín, bříza) (sběr a determinace M. Hovorková)

23: lesnická rekultivace, vznik stanovišť v roce 1989, v roce 2001 dominance třtiny křovištní, v roce 2020 hustý lesní porost, výsadba olše (sběr a determinace M. Hovorková)

24 – 27: stanoviště vzniklá spontánní sukcesí s heterogenním povrchem (nasypané vlny), vznik v roce 1986, v roce 2001 křoviny, v roce 2020 les (sběr a determinace M. Hovorková)

28 – 29: stanoviště vzniklá v roce 1970, urovnaný povrch, v roce 2020 sběr neprobíhal

30, 31: stanoviště vzniklá spontánní sukcesí, vznik v roce 1970, v roce 2001 křoviny, v roce 2020 les (sběr M. Holec, determinace 30 M. Hovorková, 31 M. Holec)

32: stanoviště vzniklé spontánní sukcesí, vznik v roce 1970, v roce 2020 sběr neprobíhal

33: stanoviště vzniklé spontánní sukcesí s heterogenním povrchem (nasypané vlny), vznik v roce 1986, v roce 2001 křoviny, v roce 2020 les (sběr a determinace M. Hovorková)

34: vznik stanoviště v roce 1974, v roce 2020 sběr neprobíhal

35 – 41: lesnická rekultivace, vznik stanovišť v roce 1974, lesní porost, výsadba olše (sběr M. Holec, determinace 35 – 37, 39 – 41 M. Hovorková, 38 M. Holec)

42, 43: lesnická rekultivace, vznik stanovišť v roce 1978, lesní porost, výsadba dubu (sběr M. Holec, determinace M. Hovorková)

44: lesnická rekultivace, vznik stanoviště v roce 1975, lesní porost, výsadba dubu (sběr M. Holec, determinace M. Hovorková)

45, 46: lesnická rekultivace, vznik stanovišť v roce 1978, v roce 2001 lesní porost, výsadba modřínu, v roce 2020 sběr neprobíhal

47 – 49: lesnická rekultivace, vznik stanovišť v roce 1988, lesní porost, výsadba olše (sběr M. Holec, determinace 47, 48 M. Hovorková, 49 M. Holec)

50 – 52: vznik stanovišť v roce 1965, v roce 2020 sběr neprobíhal (51 a 52 nyní přírodní koupaliště Michal)

53 – 55: okolní krajina, louka na bývalém poli, původní stanoviště z roku 2001 byla odtěžena (sběr a determinace M. Holec)

57: okolní krajina, mezofilní louka uprostřed lesa, původní stanoviště z roku 2001 bylo odtěženo (sběr a determinace M. Hovorková)

59 – 62: okolní krajina, listnatý les, dominantní dřevinou javor, původní stanoviště z roku 2001 byla odtěžena (sběr 59 – 61 M. Holec, 62 M. Hovorková, determinace 59, 62 M. Hovorková, 60, 61 M. Holec)

65 – 67: stanoviště vzniklá spontánní sukcesí s heterogenním povrchem (nasypané vlny), vznik v roce 2002, holé plochy, křoviny, stanoviště nově přidaná v roce 2020 (sběr a determinace M. Holec)

68 – 70: stanoviště vzniklá spontánní sukcesí s heterogenním povrchem (nasypané vlny), vznik v roce 2000, křoviny a vzrostlé stromy, stanoviště nově přidaná v roce 2020 (sběr a determinace M. Holec)

72 – 74: stanoviště vzniklá spontánní sukcesí s heterogenním povrchem (nasypané vlny), vznik v roce 1993, křoviny, stanoviště nově přidaná v roce 2020 (sběr M. Holec, determinace 73 M. Hovorková, 72, 74 M. Holec)

75 – 77: lesnická rekultivace, vznik stanovišť v roce 1992, lesní porost, výsadba olše, stanoviště nově přidaná v roce 2020 (sběr M. Holec, determinace 76 M. Hovorková, 75, 77 M. Holec)

78 – 80: lesnická rekultivace, vznik stanovišť v roce 1987, lesní porost, výsadba olše, stanoviště nově přidaná v roce 2020 (sběr a determinace M. Hovorková)



Obr. 9: iniciální plocha v oblasti výsypky Pastviny vzniklá spontánní sukcesí (foto: M. Hovorková)



Obr. 10: les vzniklý spontánní sukcesí v oblasti výsypky Pastviny (foto: M. Hovorková)



*Obr. 11: rekultivovaný les s výsadbou olší (*Alnus spp.*) v oblasti Vintířovské výsypky (foto: M. Hovorková)*

4.3. Sběr materiálu a dat

Ve své diplomové práci navazuji na studii Holec and Frouz (2005). Aby byla nově získaná data srovnatelná s těmi původními, byla metodika sběru stejná jako v původní studii a sběr materiálu probíhal na stejných stanovištích jako v roce 2001. Z celkem 62 stanovišť bylo možné provést opakovaně sběr na 47 stanovištích. Původní plochy v okolní krajině byly odtěženy a musela být vybrána náhradní stanoviště. Ta však byla pro potřeby statistických analýz chápána jako původní stanoviště a jsou do nich zahrnuta.

Ke zjištění složení společenstev mravenců nacházejících se na Sokolovských výsypkách byla použita metoda vzorkovacích čtverců. Sběr materiálu probíhal od začátku června do konce září 2020. Celkem proběhl sběr na 62 stanovištích, přičemž jsem vlastní sběr provedla na 29 stanovištích a na 33 stanovištích provedl sběr Mgr. Michal Holec, Ph.D. Na každém stanovišti byl náhodně umístěn transekt o délce 50 m a šířce 2 m. V rámci každého transektu bylo náhodně umístěno 11 čtverců o rozměrech 1x1 m. U každého transektu byl zaznamenán charakter prostředí, přítomnost mrtvého dřeva a vizuálně bylo odhadnuto procento korunového zápoje, pokryvnosti holé půdy, opadu a jednotlivých bylinných pater. Na každém transektu bylo po odstranění opadu v místě odběru odebráno pět vzorků půdy pomocí Kopeckého válečku pro stanovení objemové hmotnosti a dalších parametrů. Byla zaznamenána přítomnost cyprisového jílů a vykopán půdní profil, u kterého byla vizuálně odhadnuta hloubka fermentačního a humusového horizontu. Mocnost půdních horizontů byla vyjádřena kvantitativně v cm a kategoriálně. Mocnost fermentační vrstvy byla rozdělena do následujících kategorií: (1) < 1 mm, (2) 1 – 5 mm, (3) 5 – 10 mm, (4) 10 – 20 mm a (5) > 20 mm. Mocnost humusové vrstvy byla rozdělena do dvou kategorií: (1) slabě vyvinutá heterogenní vrstva humusu, < 5 cm a (2) souvislá a silná vrstva humusu, > 5 cm. Dále byla spočítána všechna hnízda mravenců nacházející se na transektu. Při hledání hnízd byl pečlivě prohledán každý transekt. Opad, mech, trsy trávy a kupy zeminy byly narušeny, aby se vyprovokovali mravenci, kteří by se v nich případně mohli nacházet, a dále byly obraceny kameny, aby se zjistilo, jestli pod nimi mravenci hnízdí. U nalezených hnízd byl proveden odhad početnosti kolonie. Pokud mravenci vytvořili kupu, byla u ní změřena její výška a délka. Z každého hnízda byl odebrán reprezentativní vzorek minimálně pěti dělnic. Každý čtverec byl důkladně prohledán a všichni mravenci, kteří se v něm nacházeli, byli chyceni. Mravenci byli usmrceni a uchováni v 70% ethanolu.

Jako doplňující metodu ke sběru pomocí vzorkovacích čtverců jsem chtěla původně použít i zemní pasti. Sběr vzorků mravenců pomocí zemních pastí je standartní metodou používanou stejně jako vzorkovací čtverce ke zjištění abundance a počtu druhů mravenců na daných

stanovištích (Agosti et al., 2000). Jako náplň jsem do zemních pastí použila ethylenglykol a nad každou umístěnou zemní pastí jsem vyrobila z okolního materiálu (kameny, kůra) stříšku, aby její obsah nevyplavila dešťová voda. Z prvních 15 umístěných zemních pastí jich však bylo 13 zničeno divokými prasaty (*Sus scrofa*), která jsou v oblasti hojná. Z toho důvodu jsem tuto metodu sběru mravenců nakonec nepoužila.

4.4. Zpracování vzorků

Určovala jsem vzorky mravenců z celkem 45 transektů, mravence ze zbylých 17 transektů determinoval Mgr. Michal Holec, Ph.D. Mravence jsem určovala převážně podle knihy Czechowski et al. (2002), rod *Myrmica* jsem určovala podle monografie Radchenko and Elmes (2010). Správnost determinace mravenců rodu *Camponotus* jsem ověřovala podle práce Agosti and Collingwood (1987) a Seifert (1989), rod *Formica* jsem ověřovala podle práce Dlusskij (1967), skupinu *Formica rufa* podle práce Bezděčka (1982), druhové skupiny podrodu *Serviformica* jsem ověřovala podle práce Seifert & Schultz (2009). S determinací mravenců rodu *Myrmica* a s překladem práce Dlusskij (1967) mi pomáhal entomolog RNDr. Oldřich Hovorka, Ph.D. Zástupce jednotlivých druhů jsem předala ke kontrole správnosti determinace specialistovi panu RNDr. Petru Wernerovi.

Po ověření správnosti determinace nalezených druhů mravenců jsem zjišťovala početnost jednotlivých druhů na každém transektu. Početnost jednotlivých druhů zjištěných na daném transektu na vzorkovacích čtvercích o celkové ploše 11 m² byla přepočtena na plochu 100 m². U hnízd vybudovaných v půdě a u kup, které patřily druhům jiným než *Lasius niger* a *Lasius flavus* byla použita velikost kolonie odhadnutá v terénu. U kup vytvořených druhu *Lasius niger* a *Lasius flavus* byla velikost kolonie vypočítána pomocí rovnice uvedené v práci Holec and Frouz (2005), vyjadřující lineární vztah mezi délkou kupy a velikostí kolonie.

Vzorky půdy byly převezeny do Laboratoře environmentální chemie a analýz půd ÚŽP PřF UK. Zde jsem vzorky nechala usušit na vzduchu a poté jsem je zvažila, následně jsem vzorky prosela na sítu o hrubosti 2 mm. U vzorků jsem stanovovala objemovou hmotnost, pH, konduktivitu a množství organické hmoty pomocí ztrát žíháním. Objemovou hmotnost jsem vypočítala podle vzorce $\rho = \frac{m}{V}$, kde m je hmotnost vzorku půdy vysušeného na vzduchu v g a V je objem válečku v cm³.

Analýzu pH, konduktivity a množství organické hmoty jsem prováděla podle standartního protokolu laboratoře. Konduktivitu a pH půdy jsem stanovovala z vodného výluhu. U každého vzorku jsem 10 g jemnozeme smíchala s deionizovanou vodou v poměru 1:5, nechala jsem ho extrahovat v rotační třepačce po dobu 1 hod. a následně odstát přes noc. Po odstátí jsem vzorky

nechala filtrovat přes filtrační papír. Hodnoty pH jsem měřila pomocí laboratorního pH metru Schott Instruments Lab 850. Před každým měřením jsem elektrodu opláchla destilovanou vodou, údaj o hodnotě pH jsem odečetla po jejím ustálení po 10 minutách. Konduktivitu jsem měřila s přesností na 1 μ S pomocí přenosného konduktometru s širokým rozsahem HI 9033.

Množství organické hmoty jsem stanovila pomocí ztrát žíháním (loss on ignition, LOI). Do žíhacích kelímků jsem odvážila přibližně 2 g vzorku půdy, přesnou hmotnost jsem zvažila na analytických vahách s přesností na 0,001 g. Vzorky půdy jsem nechala sušit v sušárně při 60°C po dobu 12 hodin do konstantní hmotnosti a následně jsem vzorky zvažila. Poté jsem vzorky umístila do muflovací pece a nechala jsem vysušenou půdu žíhat při teplotě 550°C po dobu 5 hodin. Po uplynutí této doby jsem vyžíhané vzorky půdy umístila do exikátoru a po jejich vychladnutí jsem je zvažila. Množství organické hmoty jsem určila jako rozdíl hmotnosti vysušené půdy a hmotnosti půdy po žíhání dělený hmotností sušené půdy:

$$\text{LOI(\%)} = \frac{m_1 - m_2}{m_1} * 100$$

Kde m_1 je hmotnost půdy vysušené při 60°C a m_2 je hmotnost půdy po žíhání při 550°C. Pro jednotlivé transektly byla pro každý ze zjištěných parametrů vypočítána průměrná hodnota.

Data z roku 2001 o charakteristice transektů (korunový zápoj, pokryvnost holé půdy, opadu a bylinných pater, přítomnost mrtvého dřeva, cyprisového jílu), vlastnostech půdy (pH, objemová hmotnost) a abundanci nalezených druhů mravenců na jednotlivých transektech jsem dostala od Mgr. Michala Holce, Ph.D.

4.5. Statistické zpracování dat

Data byla vyhodnocována pomocí mnohorozměrných statistických metod v programu CANOCO 5. K vizualizaci vztahu mezi abundancí mravenců a charakteristikami prostředí byla použita lineární metoda mnohorozměrné analýzy, analýza hlavních komponent (PCA). Pomocí modelu PCA byla vyhodnocována data o charakteristice prostředí a abundanci nalezených druhů mravenců jednotlivě pro roky 2001 a 2020. Následně byla pro stejnou analýzu použita data z obou let. Stanoviště, na kterých proběhl sběr pouze v jednom roce, byla z dat vyřazena a vyhodnocena byla data ze 47 transektů, na kterých sběr probíhal v obou letech. Stanoviště v okolní krajině, na kterých probíhal sběr v roce 2001, byla odtěžena a musela být nahrazena nově vybranými stanovišti svým charakterem reprezentujícími ta původní. Pro potřebu statistických analýz však byla tato stanoviště zahrnuta do skupiny ploch, na kterých probíhal

sběr v obou letech. Pro všechny tyto analýzy byl zároveň zkonstruován RDA model s forward selection sledující, zda řídicí faktory ovlivňující sukcesi mravenců jsou v obou letech stejné.

V dalším kroku byl konstruován RDA model, který zkoumal, jestli existuje statisticky významná interakce mezi jednotlivými stanovišti a jejich stářím. Stáří a identita stanoviště byly zvolené jako nezávislá proměnná (stáří kontinuální a identita graduální). Ke zjištění toho, jaká část variability se dá vysvětlit stářím ploch a jaká jejich dalšími charakteristikami, byl použit rozklad variance (variation partitioning) s následným testem statistické významnosti pomocí Monte Carlo permutačního testu. Za předpokladu, že se všechny plochy vyvíjejí podobně, by měla být variabilita vysvětlena pouze časem. Bude-li významný vliv jednotlivých ploch a jejich interakce s časem, bude to indikovat významně odlišné trajektorie jednotlivých ploch.

K ověření hypotézy, že eurytopní druhy budou nahrazeny druhy specializovanými, byly nalezené druhy nejprve rozděleny do třech skupin podle jejich ekologických nároků (Tab. 1). Druhy byly rozděleny na eurytopní druhy, lesní specialisty a ostatní specialisty, do skupin byly řazeny podle jejich charakteristiky uvedené v publikaci Czechowski et al. (2002). Eurytopní a polytopní druhy byly zařazeny do skupiny eurytopní druhy, dendrofilní druhy byly zařazeny mezi lesní specialisty a ostatní druhy mravenců s vyhraněnými nároky na charakter prostředí, například termofilní a montánní druhy, byly zařazeny do skupiny ostatních specialistů. Mezi eurytopní druhy bylo zařazeno celkem 11 druhů, 5 druhů bylo zařazeno mezi lesní specialisty a 8 druhů bylo zařazeno mezi ostatní specialisty. Následně byly vytvořeny grafy zobrazující závislost výskytu jednotlivých skupin mravenců na sukcesním stáří lokality. Do grafů byla zahrnuta pouze ta stanoviště, na kterých probíhal sběr v obou letech výzkumu.

Tab. 1: zařazení druhů do ekologických skupin

rozdělení použité v této práci	dělení podle Czechowski et al. (2002)	druh
eurytopní	eurytopní	<i>Myrmica gallienii</i>
		<i>Myrmica rubra</i>
		<i>Leptothorax acervorum</i>
		<i>Lasius flavus</i>
		<i>Lasius niger</i>
		<i>Formica fusca</i>
	polytopní	<i>Myrmica ruginodis</i>
		<i>Myrmica scabrinodis</i>
		<i>Formica cunicularia</i>
		<i>Formica pratensis</i>
lesní specialisté	dendrofilní	<i>Lasius brunneus</i>
		<i>Lasius fuliginosus</i>
		<i>Lasius platythorax</i>
		<i>Camponotus ligniperda</i>
ostatní specialisté	xerothermofilní	<i>Formica rufa</i>
		<i>Myrmica sabuleti</i>
		<i>Myrmica schencki</i>
	termofilní	<i>Formica rufibarbis</i>
		<i>Myrmica rugulosa</i>
	semixerofilní	<i>Tetramorium caespitum</i>
	boreomontánní	<i>Myrmica lobicornis</i>
		<i>Formica lemani</i>
	montánní	<i>Manica rubida</i>

5. Výsledky

5.1. Složení společenstev a jeho změny v čase

V roce 2020 bylo na ploše výsypek a v okolní krajině zjištěno celkem 23 druhů mravenců příslušících do 7 rodů, z toho bylo 11 druhů z podčeledi Myrmicinae a 12 druhů z podčeledi Formicinae. V době původního výzkumu v roce 2001 (Holec and Frouz, 2005) bylo zjištěno celkem 21 druhů mravenců příslušících do 5 rodů, z toho bylo 10 druhů z podčeledi Myrmicinae a 11 druhů z podčeledi Formicinae. Na výsypkách byly během proběhlých dvaceti let zaznamenány změny v rodovém i druhovém složení. V roce 2001 na nich bylo zjištěno 18 druhů, zatímco v roce 2020 jich bylo zjištěno 22. Nově byl na ploše výsypek zjištěn výskyt druhů *Camponotus ligniperda* a *Tetramorium caespitum*, které zároveň představovaly i nové

rody mravenců, nenalezené během původní studie. Dále byl na výsypkách nově zaznamenán výskyt druhů *Myrmica lobicornis*, *M. schencki* a *Lasius platythorax*, které byly v roce 2001 zjištěny pouze v okolní krajině. V roce 2001 i 2020 byl v okolní krajině zjištěn výskyt 14 druhů mravenců. V té byl v roce 2020 nově nalezen druh *Lasius brunneus*, který nebyl v roce 2001 zaznamenán a *L. fuliginosus* a *Formica rufa*, které byly v roce 2001 nalezeny pouze na ploše výsypek. V okolní krajině nebyly zaznamenány druhy *Myrmica lobicornis* a *M. sabuleti*. *Formica sanguinea*, která byla v roce 2001 zaznamenána na výsypce i v okolní krajině, nebyla nalezena.

Jak ukazují tabulky č. 2 a 3, na mladých plochách vzniklých spontánní sukcesí se nacházelo druhově chudší společenstvo mravenců, většinou eurytopních druhů preferujících osluněná otevřená stanoviště. Nejpočetnějším druhem byl *Lasius niger*, abundance ostatních mravenců byla výrazně nižší. U sociálně parazitických druhů *Formica sanguinea* a *F. rufa* byla v roce 2001 vysoká abundance dána výskytem několika početných hnízd. V roce 2020 nebyl druh *F. sanguinea* nalezen, přesto že se na plochách nacházela hnízda druhů, která jsou jim využívána k zakládání kolonie. Se stářím ploch se ve společenstvu objevovaly nové druhy, mezi nimi i lesní druhy mravenců, jejich abundance však byla ve většině případů nízká. *Lasius niger* byl nalezen ve všech fázích sukcese a představuje nejpočetnější druh. Dalšími poměrně početnými druhy jsou *Myrmica rubra*, *Manica rubida* a *Formica fusca*.

Na rekultivovaných stanovištích byla situace obdobná. Jednotlivá stanoviště byla v iniciálních stádiích osídlena druhově chudšími společenstvy eurytopních druhů a druhů preferujících otevřená stanoviště. V pozdějších stádiích přibývaly další druhy, které však nebyly početné, jednalo se především o zástupce rodu *Myrmica*. Na nejstarších stanovištích se vyskytovaly i dendrofilní druhy. Druhem s nejvyššími abundancemi byl *Lasius niger*, dále *Myrmica rubra*, na nejstarších stanovištích *Formica fusca* a místy *M. ruginodis*. *Lasius flavus* tvořil na několika stanovištích početné kolonie.

Tab. 2: Průměrná abundance (počet jedinců/100m²) nalezených druhů mravenců na jednotlivých typech stanovišť z roku 2001; - označuje, že druh nebyl na daném stanovišti zaznamenán; sestaveno podle údajů získaných od Mgr. Holce, Ph.D. (2021, pers. comm.); Výskyt druhů *Formica lemani* a *F. rufibarbis* je uveden v práci (Holec and Frouz, 2005) v tab. 6, oba druhy však byly získány pouze pomocí zemních pastí, proto jsou uvedeny v závorce. Uveden je počet všech chycených jedinců.

V seznamu jsou jednotlivé druhy mravenců řazeny podle aktualizovaného seznamu mravenců České republiky (Werner et al., 2018)

	výsypka				okolní krajina	
	sukcese		rekultivace		louka	les
	0 – 20 let	31 – 40 let	0 – 20 let	21 – 40 let	51 – 60 let	51 – 60 let
<i>Formica pratensis</i>	-	-	-	105	417	-
<i>Formica rufa</i>	-	10000	-	-	-	-
<i>Formica sanguinea</i>	1667	-	1	-	168	-
<i>Formica cunicularia</i>	14	260	269	538	368	-
<i>Formica fusca</i>	278	624	109	290	218	-
<i>Formica lemani</i>	-	-	(20)	-	-	-
<i>Formica rufibarbis</i>	-	-	(55)	-	-	-
<i>Lasius flavus</i>	-	-	667	4526	29167	3500
<i>Lasius fuliginosus</i>	-	-	-	53	-	-
<i>Lasius niger</i>	7178	15300	31251	19833	15835	1253
<i>Lasius platythorax</i>	-	-	-	-	-	500
<i>Leptothorax acervorum</i>	36	220	26	26	20	40
<i>Manica rubida</i>	528	1620	-	-	-	-
<i>Myrmica gallienii</i>	-	-	133	-	-	-
<i>Myrmica lobicornis</i>	-	-	-	-	42	-
<i>Myrmica rubra</i>	-	2140	200	2300	6675	5513
<i>Myrmica ruginodis</i>	-	160	11	97	492	9125
<i>Myrmica rugulosa</i>	-	-	-	6	-	-
<i>Myrmica sabuleti</i>	-	-	-	5	417	-
<i>Myrmica scabrinodis</i>	-	-	-	21	4117	-
<i>Myrmica schencki</i>	-	-	-	-	183	-

Tab. 3: Průměrná abundance (počet jedinců/100m²) nalezených druhů mravenců na jednotlivých typech stanovišť z roku 2020; - označuje, že druh nebyl na daném stanovišti zaznamenán

V seznamu jsou jednotlivé druhy mravenců řazeny podle aktualizovaného seznamu mravenců České republiky (Werner et al., 2018)

	výsypka				okolní krajina	
	sukcese		rekultivace		louka	les
	11 – 30 let	31 – 50 let	21 – 30 let	31 – 50 let	> 60 let	> 60 let
Camponotus ligniperda	11	46	-	-	-	-
Formica pratensis	1	-	-	0,1	42	-
Formica rufa	-	71	-	25	-	21
Formica sanguinea	-	-	-	-	-	-
Formica cunicularia	10	-	-	1	890	-
Formica fusca	184	2424	8	233	54	225
Formica lemani	50	1	-	0,4	-	-
Formica rufibarbis	851	-	4	0,4	-	-
Lasius flavus	-	-	2102	871	15300	-
Lasius fuliginosus	-	-	-	21	-	50
Lasius brunneus	-	-	-	-	-	91
Lasius niger	11932	2953	11632	8249	5350	829
Lasius platythorax	12	-	-	145	-	738
Leptothorax acervorum	6	18	3	3	4	21
Manica rubida	1039	0,1	7	0,1	-	-
Myrmica gallienii	-	-	-	25	-	-
Myrmica lobicornis	-	-	-	0,4	-	-
Myrmica rubra	67	1645	1253	3340	5621	4889
Myrmica ruginodis	-	1111	133	800	5692	5544
Myrmica rugulosa	-	3	-	-	-	-
Myrmica sabuleti	0,3	12	253	1	-	-
Myrmica scabrinodis	-	7	50	31	901	-
Myrmica schencki	-	-	1	1	21	-
Tetramorium caespitum	1	4	-	-	-	-

5.2. Ekologie nalezených druhů a výskyt druhů různých ekologických nároků

5.2.1. Nalezené druhy

Camponotus (Camponotus) ligniperda (Latreille, 1802)

Druh byl nalezen na stanovištích č. 25, 26, 30, 31, 33, 70 a 74. Všechna stanoviště jsou v oblasti výsypek a vznikla spontánní sukcesí. Většina stanovišť je lesních, dvě jsou porostlá křovinami a místy se na nich nachází vzrostlé stromy.

Formica (Formica) pratensis Retzius, 1783

Druh byl nalezen na stanovištích č. 1, 14 a 55. Jeden nález je z louky v okolní krajině, druhý z rekultivovaného lesa na výsypce s vysázenými olšemi (*Alnus* spp.) a třetí je z plochy vzniklé spontánní sukcesí zarostlé travinami, keři a mladými stromky na výsypce.

Formica (Formica) rufa Linnaeus, 1758

Druh byl nalezen na stanovištích č. 24, 26 (♀), 27, 31, 42 – 44, 49, 61 a 79. Všechna stanoviště jsou lesní, jedno je z okolní krajiny a všechna ostatní jsou na výsypkách. Z těch je přibližně polovina rekultivovaných s výsadbou olší (*Alnus* spp.) a dubů (*Quercus* spp.), zbylá stanoviště vznikla spontánní sukcesí. Na jednom stanovišti vzniklém spotánní sukcesí byla nalezena královna.

Formica (Raptiformica) sanguinea Latreille, 1798

Druh nebyl v roce 2020 nalezen ani na výsypkách, ani v okolní krajině.

Formica (Serviformica) cunicularia Latreille, 1798

Druh byl nalezen na stanovištích č. 1, 2, 4, 49, 53 a 67. Stanoviště zahrnují louku v okolní krajině, rekultivovaný les s výsadbou olší (*Alnus* spp.) na výsypce, iniciální plochu vzniklou spontánní sukcesí s holými plochami, porostem travin a křovin i plochy vzniklé spontánní sukcesí s křovinami a mladými stromky nacházející se na výsypce.

Formica (Serviformica) fusca Linnaeus, 1758

Druh byl nalezen na stanovištích č. 3 – 5, 17, 23 – 27, 30, 31, 33, 35, 37 – 44, 47 – 49, 55, 57, 59, 61, 62, 68 – 70, 74, 76, 78 a 79. *F. fusca* byla nalézána poměrně často. Její oblasti nálezů zahrnují jak luční, tak lesní prostředí v okolní krajině, lesnický rekultivovaná stanoviště na výsypkách i lesní stanoviště na výsypkách vzniklá spontánní sukcesí a stanoviště na výsypkách vzniklá spontánní sukcesí s porostem travin, keřů a stromů. Nebyla nalezena jen na louce se solitérními stromy v oblasti výsypky.

***Formica (Serviformica) lemani* Bondroit, 1917**

Druh byl nalezen na stanovištích č. 23, 26 a 69. Všechna stanoviště se nachází na výsypkách. Jedno je rekultivovaným lesem s dominantními dřevinami olšemi (*Alnus* spp.) a ostatní vznikla spontánní sukcesí, jedno je zarostlé křovinami a vzrostlými stromy, na druhém je les.

***Formica (Serviformica) rufibarbis* Fabricius, 1793**

Druh byl nalezen na stanovištích č. 1 – 4, 11, 20, 21 a 73. Stanoviště zahrnují plochy na výsypce vzniklé spontánní sukcesí s pokryvem travin, křovin a mladých stromků a dále rekultivovaná stanoviště, louku a les s dominantní dřevinou borovicí (*Pinus* spp.).

***Lasius (Cautolasius) flavus* (Fabricius, 1781)**

Druh byl nalezen na stanovištích č. 5, 13, 20, 22, 35, 39 a 53 – 55. Nálezy zahrnují luční stanoviště v okolní krajině a na rekultivované části výsypky a dále rekultivovaný les na výsypce s výsadbou olší (*Alnus* spp.) a smrků (*Picea* spp.). Ve většině případů bylo nalezeno hnízdo s vytvořenou kupou. Na stanovišti v rekultivovaném lese bylo pozorováno napadání hnízda druhu *Myrmica rubra* a *M. ruginodis*, které kradly druhu *L. flavus* larvy.

***Lasius (Dendrolasius) fuliginosus* (Latreille, 1798)**

Druh byl nalezen na stanovištích č. 42 – 44, 59 a 61. Tři z těchto stanovišť se nachází na výsypce, jedná se o rekultivovaný les s výsadbou dubů (*Quercus* spp.) a zbylá dvě stanoviště představují les v okolní krajině. V rekultivovaném lese byla nalezena královna.

***Lasius (Lasius) brunneus* (Latreille, 1798)**

Druh byl nalezen na stanovištích č. 59, 61 a 62. Všechna jsou lesními stanovišti v okolní krajině.

***Lasius (Lasius) niger* (Linnaeus, 1758)**

Jedná se o nejhojnější druh, který byl nalezen na všech stanovištích vyjma stanoviště č. 62. Na čtyřech rekultivovaných a na jednom stanovišti vzniklém spontánní sukcesí byly nalezeny královny.

***Lasius (Lasius) platythorax* Seifert, 1991**

Druh byl nalezen na stanovištích č. 35, 43, 44, 59 – 61 a 69. Všechna stanoviště jsou v lese. Tři z nich jsou v okolní krajině a ta zbylá se nachází na výsypce, jedno stanoviště vzniklo spontánní sukcesí, ostatní jsou lesnickými rekultivacemi s vysazovanými olšemi (*Alnus* spp.) a duby (*Quercus* spp.).

Leptothorax acervorum (Fabricius, 1793)

Druh byl nalezen na stanovištích č. 4, 10 (♀), 17, 23, 26, 30, 35, 38, 49, 54, 57, 61, 72 a 77. Tři nálezy jsou z okolní krajiny, jeden je z lesa a ostatní z louky. Většina nálezů na výsypkách je z rekultivovaného lesa s výsadbou olší (*Alnus* spp.), dva jsou z lesa vzniklého spontánní sukcesí a dva nálezy jsou ze stanovišť vzniklých spontánní sukcesí s křovinami. Na jednom stanovišti v rekultivovaném lese byly nalezeny dvě bezkřídle královny.

Manica rubida (Latreille, 1802)

Druh byl nalezen na stanovištích č. 1, 4, 21, 33 (♀), 65 – 67, 70, 73, 74, 76 a 79. Nálezy jsou převážně z otevřených stanovišť vzniklých spontánní sukcesí s holými plochami a místy pokrytými travinami a křovinami. Jeden nález je z rekultivované plochy, louky se soliterními stromy a dva nálezy jsou z rekultivovaného lesa tvořeného olšemi (*Alnus* spp.). V lese vzniklém spontánní sukcesí byla nalezena okřídlená královna.

Myrmica gallienii Bondroit, 1920

Druh byl nalezen pouze na stanovišti č. 14, v rekultivovaném lese s dominantními olšemi (*Alnus* spp.) v oblasti výsypky. Nález zahrnuje hnízdo.

Myrmica lobicornis Nylander, 1846

Druh byl nalezen pouze na stanovišti č. 12, což je rekultivovaný les s dominantními smrky (*Picea* spp.) v oblasti výsypky. Nalezeno bylo několik jedinců dělnic.

Myrmica rubra (Linnaeus, 1758)

Druh byl nalezen na stanovištích č. 1, 4 – 7, 10 – 17, 23 – 27, 30, 31, 33, 35 – 44, 47 – 49, 53 – 55, 57, 59 – 62 a 74 – 80. *M. rubra* představovala jeden z nejčastěji nacházených druhů. Její oblasti nálezů zahrnují jak luční, tak lesní prostředí v okolní krajině, lesnický rekultivovaná stanoviště na výsypkách i lesní stanoviště na výsypkách vzniklá spontánní sukcesí. Naopak nebyla nalezena na iniciálních otevřených stanovištích vzniklých spontánní sukcesí a na louce se soliterními stromy v oblasti výsypky. Na čtyřech rekultivovaných stanovištích a na dvou stanovištích v okolní krajině byly nalezeny královny.

Myrmica ruginodis Nylander, 1846

Druh byl nalezen na stanovištích č. 13, 14, 24, 30, 31, 35, 36, 38, 40, 43, 44, 47, 49, 53 – 55, 57, 59 – 62, 75, 77 a 79. Druh byl nacházen poměrně často. Většina nálezů je z rekultivovaných lesů na výsypce s dominantními dřevinami olšemi (*Alnus* spp.), dále ve dvou případech duby (*Quercus* spp.) a v jednom případě smrky (*Picea* spp.). Tři nálezy jsou z lesa

vzniklého spontánní sukcesí na výsypce. Druh byl nalezen na všech stanovištích v okolní krajině, v lučném i v lesním prostředí.

Myrmica rugulosa Nylander, 1849

Druh byl nalezen pouze na stanovišti č. 26, což je les se světlinami vzniklý spontánní sukcesí na výsypce. Nález představuje několik dělnic sebraných na otevřených plochách.

Myrmica sabuleti Meinert, 1861

Druh byl nalezen na stanovištích č. 4, 16, 23, 24, 26, 30 a 33. Všechny nálezy jsou z oblasti výsypek. Většina nálezů je z lesa se světlinami vzniklého spontánní sukcesí, dva jsou z rekultivovaného lesa s vysázenými olšemi (*Alnus* spp.) a jeden je ze stanoviště vzniklého spontánní sukcesí porostlého travinami, keři a mladými stromky.

Myrmica scabrinodis Nylander, 1846

Druh byl nalezen na stanovištích č. 15, 17, 23, 30, 35, 53 – 55, 57, 76 (♀), 77 a 79. Většina nálezů pochází z oblasti výsypek z rekultivovaného lesa s dominantními olšemi (*Alnus* spp.) a jeden nález na výsypce je z lesa vzniklého spontánní sukcesí. V okolní krajině byla *M. scabrinodis* nalezena na všech lučných stanovištích. V rekultivovaném lese byla nalezena královna. Druh byl nejpočetnější na louce v okolní krajině.

Myrmica schencki Viereck, 1903

Druh byl nalezen na stanovištích č. 5, 13, 14, 16 a 53. Jeden nález je z louky v okolní krajině a ostatní nálezy jsou z výsypky z rekultivovaného lesa s výsadbou olší (*Alnus* spp.) a smrků (*Picea* spp.).

Tetramorium caespitum (Linnaeus, 1758)

Druh byl nalezen na stanovištích č. 4 a 25. Obě stanoviště jsou na výsypce a vznikla spontánní sukcesí, jedno je porostlé travinami, křovinami a mladými stromky, na druhém je les se světlinami, který nemá příliš vyvinuté bylinné patro.

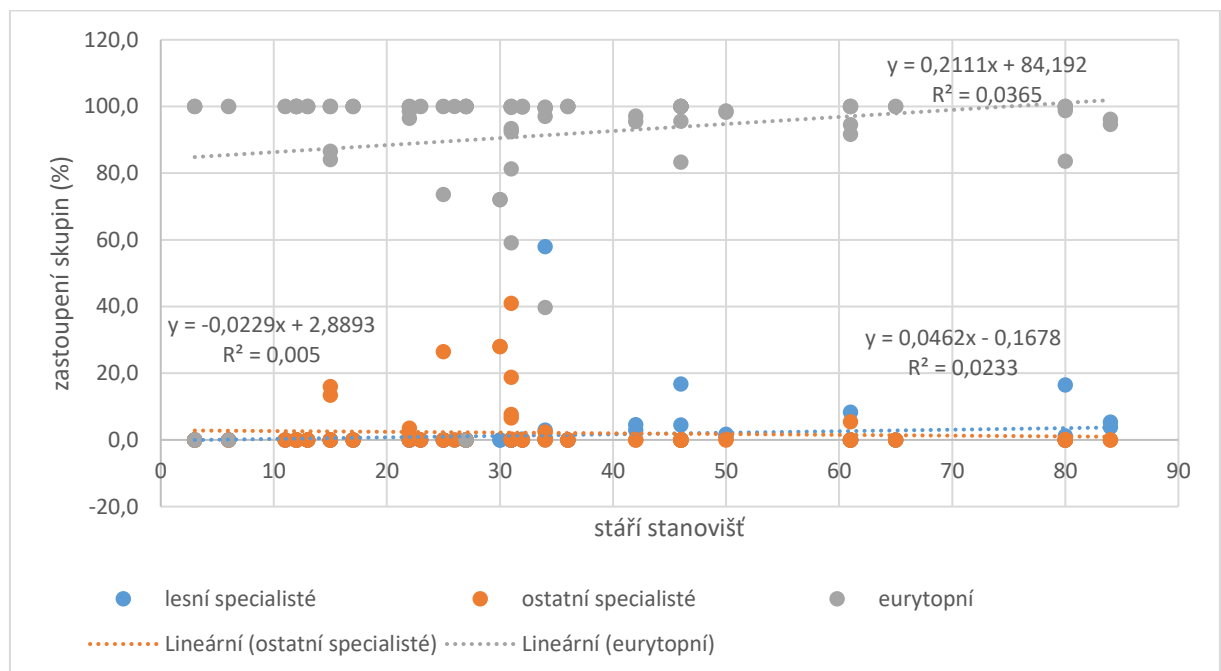
Většina stanovišť, na kterých byly druhy nalezeny, odpovídá ekologickým nárokům druhů na prostředí uváděným v literatuře, jak je detailněji uvedeno v kapitole „Diskuze“.

5.2.2. Změny výskytu druhů s různými ekologickými nároky

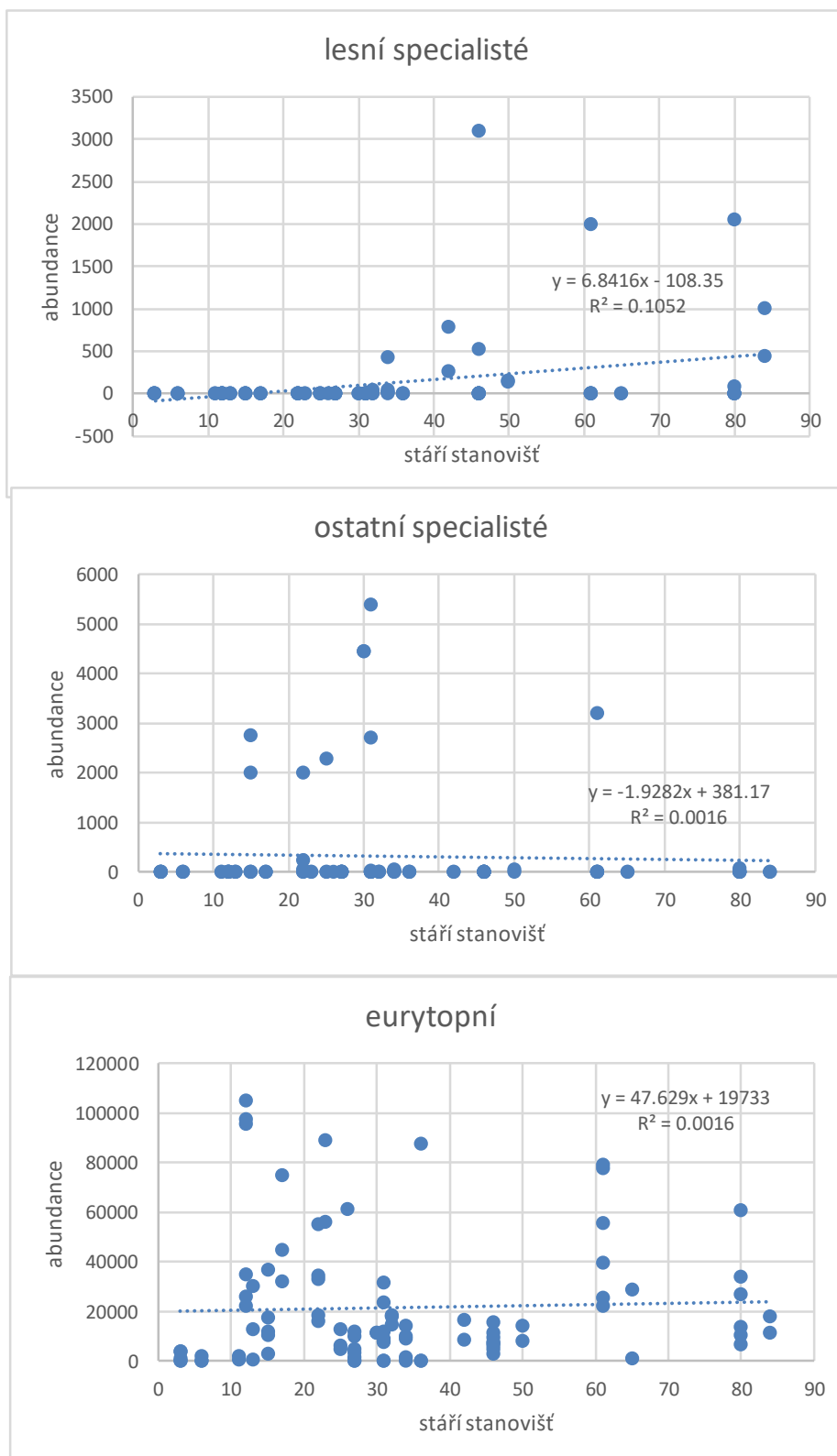
Podíváme-li se na procentuální zastoupení eurytopních druhů a specialistů ve společenstvu, je patrné, že převažujícími jsou eurytopní druhy. Podíl eurytopních druhů a specialistů se během času statisticky významně nemění (Obr. 12). Nicméně na středně starých plochách výsypky (20 – 30 let) je patrný nárůst specialistů. Pokud se podíváme na abundanci jednotlivých skupin

mravenců (Obr. 13), vidíme, že abundance lesních specialistů stoupá se sukcesním stářím, zatímco abundance ostatních specialistů a eurytopních druhů nevykazuje statisticky významný trend. Nicméně i na těchto grafech je patrný nárůst abundance ostatních specializovaných druhů na plochách starých 20 – 30 let.

Podobné výsledky dávají i analýzy pomocí zobecněných lineárních modelů (GLM; viz Tab. 4). Ukazuje se, že u lesních specialistů se statisticky významně mění jejich abundance v čase a nevykazuje rozdíl mezi sukcesními a rekultivovanými plochami. U ostatních specialistů nebyl pozorován statisticky významný lineární trend v čase, existuje u nich ovšem statisticky významný rozdíl s větším zastoupením ostatních specialistů v sukcesních než v rekultivovaných plochách. Eurytopní druhy nejsou statisticky významně ovlivněny ani stářím lokality, ani typem plochy.



Obr. 12: Procentuální zastoupení eurytopních druhů mravenců a specialistů v závislosti na stáří stanovišť; na základě hodnot korelačního koeficientu žádná ze skupin nevykazuje statisticky významné změny v čase ($p < 0,05$)



Obr. 13: Abundance lesních a ostatních specialistů a eurytopních druhů v závislosti na stáří stanovišť; na základě hodnot korelačního koeficientu pouze lesní specialisté vykazují statisticky významné změny v čase ($p < 0,05$)

Tab. 4: Výsledky (hodnoty p) zobecněného lineárního modelu porovnávající abundance jednotlivých ekologických skupin mravenců podle stáří ploch (kontinuální prediktor) a podle toho, zda se jedná o rekultivaci nebo plochu vzniklou spontánní sukcesí (kategorální prediktor)

	lesní specialisté	ostatní specialisté	eurytopní
stáří	0.01155	0.63588	0.12134
sukcese vs rekultivace	0.67441	0.00004	0.08129

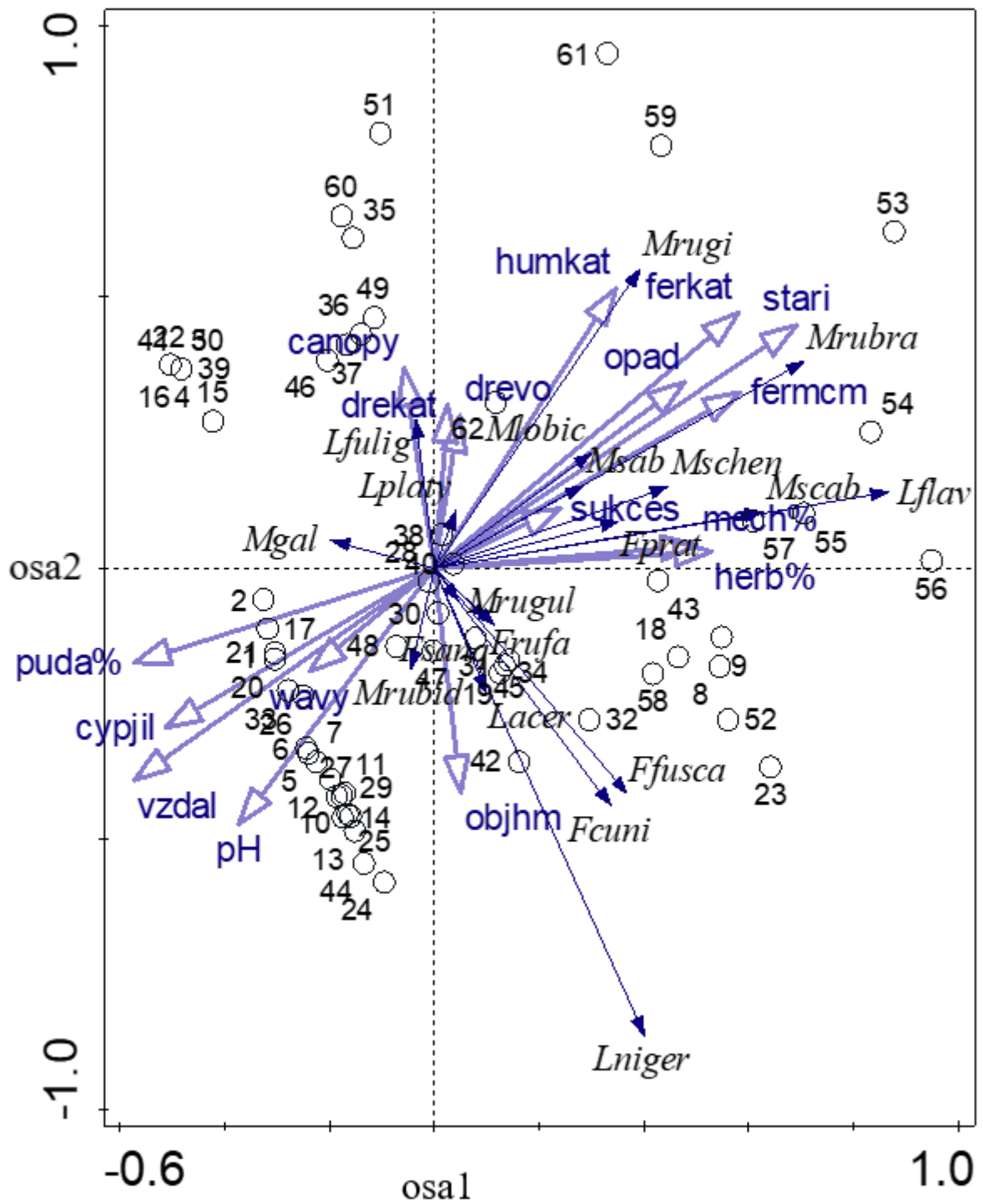
5.3. Porovnání chronosekvencí a změn společenstva v čase

U ordinačních diagramů PCA byla osa 1 interpretována jako gradient přechodu mezi otevřenou a lesní krajinou a osa 2 byla interpretována jako sukcesní gradient. Na ose 1 se na jednom konci škály vždy nachází korunový zápoj a přítomnost mrtvého dřeva, které jsou typické pro lesní prostředí. Na opačném konci škály se u ordinačního diagramu PCA z roku 2020 nachází druhy mravenců otevřených stanovišť. Na ose 2 je ve všech třech případech na záporném konci škály pokryvnost holé půdy a přítomnost cyprisového jílu, který byl sypán při zakládání výsypek, reprezentuje tedy iniciální fázi sukcese. Na opačném konci škály se nachází fermentační a humusová vrstva půdy, které se postupně tvoří s příchodem vegetace a akumulací opadu v pozdějších fázích sukcese. Gradient přechodu mezi otevřenou a lesní krajinou vysvětloval u dat z roku 2001 29% variability, u dat z roku 2020 31,4% variability a v případě vyhodnocení dat ze stanovišť, na kterých probíhal sběr v obou letech, vysvětloval 28,7% variability. Gradient sukcese vysvětloval u dat z roku 2001 21,3% variability, u dat z roku 2020 14,9% variability a u dat ze stanovišť, na kterých probíhal sběr v obou letech, vysvětloval 16,7% variability.

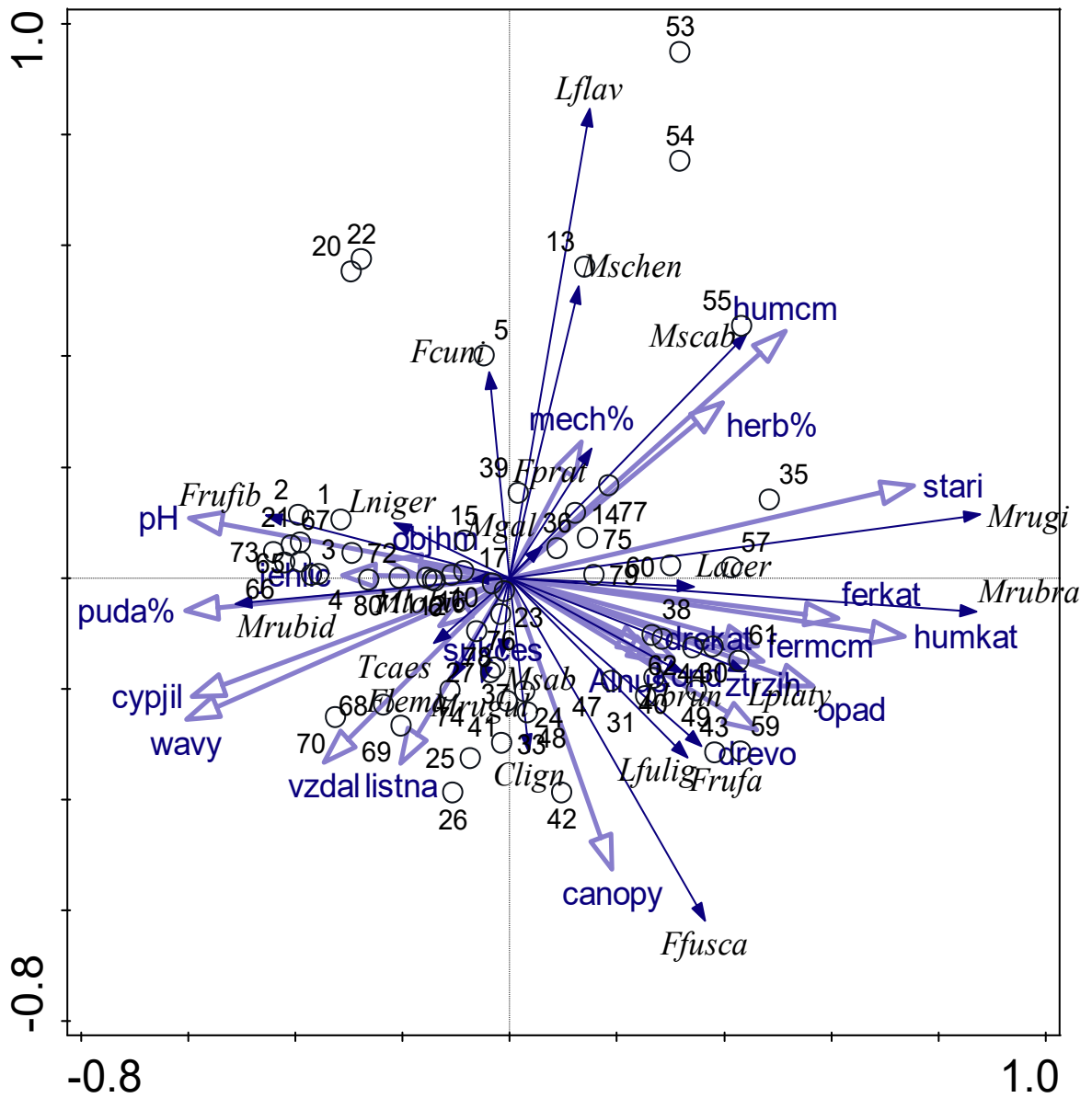
Výskyt dendrofilních druhů mravenců jako jsou *Lasius fuliginosus*, *L. platythorax*, které byly nalezeny v obou letech a *L. brunneus* nebo *Camponotus ligniperda* nalezenými v roce 2020, koreloval v obou letech s korunovým zápojem a přítomností mrtvého dřeva. Na ordinačních diagramech je dále patrná korelace výskytu druhů otevřených stanovišť (*Lasius flavus*, *Formica pratensis*, *Myrmica scabrinodis*, *M. schencki*, *M. sabuleti*) s pokryvností mechu a bylin a s mocností fermentační vrstvy. Na ordinačním diagramu z roku 2020 je patrná negativní korelace výskytu druhů otevřených stanovišť s korunovým zápojem, přítomností listnatého lesa a obecně s pokročilými stádii sukcese.

RDA model testující interakce mezi stanovišti a časem byl statisticky signifikantní (pseudo-F = 23,3; $p = 0,002$). Osa 1 vysvětlovala 20,24% zjištěné variability v datech a osa 2

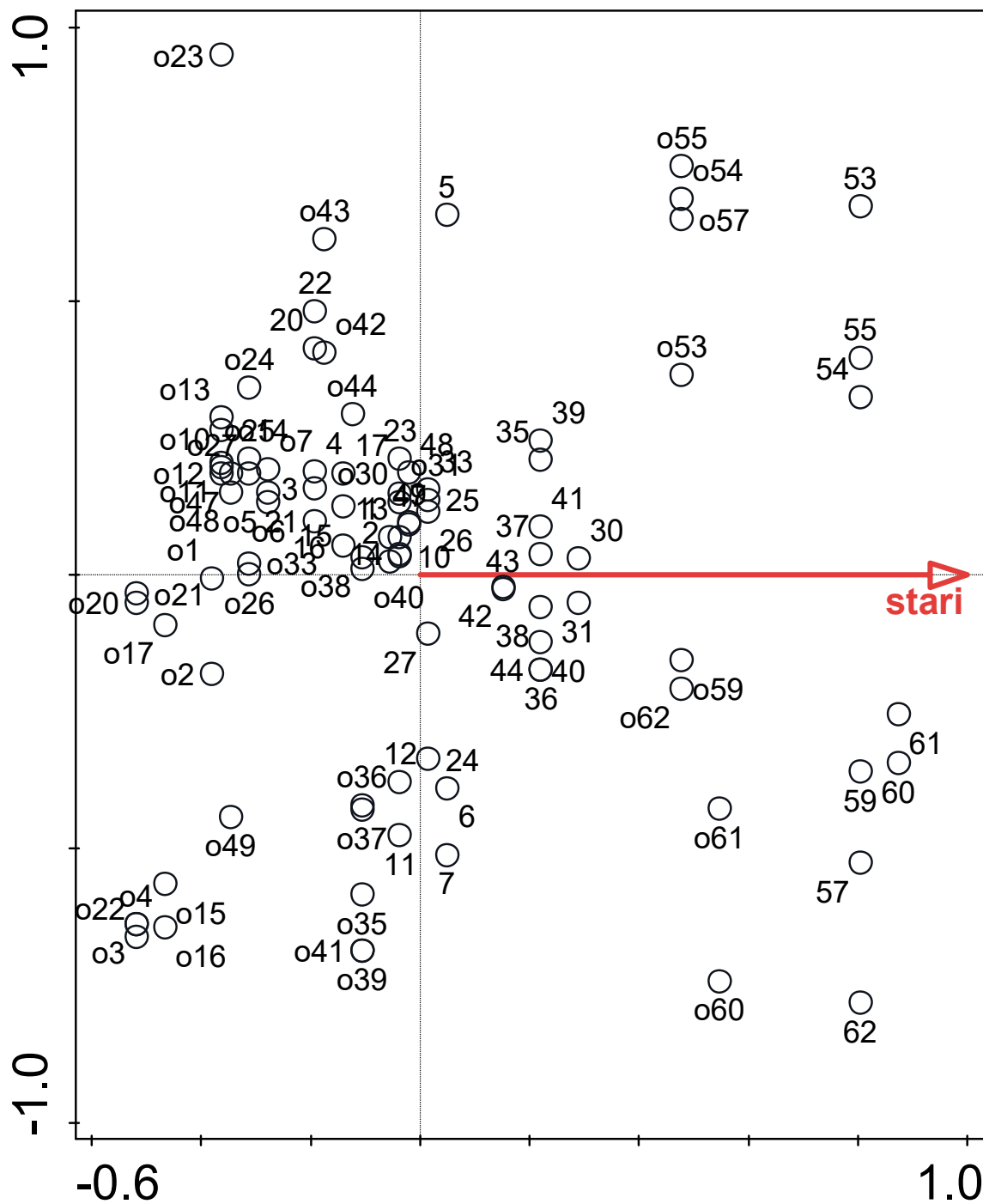
vysvětlovala 16,87% zjištěné variability. Existuje tedy statisticky signifikantní interakce mezi plochami a časem. Výsledky rozkladu variance (variation partitioning) ukazují, že celková vysvětlená variabilita je 15,8% a v jejím rámci vysvětluje čas 99,9% variability, charakteristika ploch vysvětluje 0,07% variability a zbylá 0,03% představují variabilitu vysvětlenou interakcí času a charakteristikami ploch a nelze rozhodnout, která z proměnných je tou vysvětlující.



Obr. 14: ordinační diagram ukazující první dvě osy analýzy PCA údajů o abundanci jednotlivých druhů mravenců a charakteristikách transektů z roku 2001



Obr. 15: ordinační diagram ukazující první dvě osy analýzy PCA údajů o abundanci jednotlivých druhů mravenců a charakteristikách transektů z roku 2020



Obr. 17: RDA ordinační diagram hledající statisticky významnou interakci mezi plochami a časem, do analýzy byly zahrnuty transekty, na kterých probíhal sběr v obou letech

6. Diskuze

V oblasti výsypek byl zaznamenán mírný nárůst počtu druhů a změny ve složení společenstva mravenců oproti roku 2001, jak bylo očekáváno. V roce 2001 bylo na ploše výsypek zjištěno 18 druhů, zatímco v roce 2020 jich bylo zjištěno 22. Na výsypkách byly nově nalezeny druhy *Myrmica lobicornis*, *M. schencki* a *Lasius platythorax*, které byly v roce 2001 zaznamenány pouze v okolní krajině. Další dva nově nalezené druhy *Camponotus ligniperda* a *Tetramorium caespitum* byly nalezeny pouze na ploše výsypek. Všechny nově zjištěné druhy mravenců patří svými ekologickými nároky mezi specialisty. *Myrmica schencki* je xerothermofilním druhem, *Tetramorium caespitum* je semixerofilním druhem, *Myrmica lobicornis* je boreomontánním druhem a *Camponotus ligniperda* i *Lasius platythorax* jsou dendrofilní druhy (Czechowski et al., 2002). Naopak jeden eurytopní (resp. polytopní) druh zachycený v roce 2001 na výsypce i v okolní krajině (*Formica sanguinea*) nebyl v roce 2020 nalezen. V České republice je přitom běžným druhem, který se na vhodných stanovištích vyskytuje po celém území od planárního po montánní stupeň (Bezděčka and Bezděčková, 2011). Důvod absence tohoto druhu je nejasný. *F. sanguinea* je fakultativním otrokářem, otročícími mravenci bývají druhy z podrodu *Serviformica*, které se nachází ve stejném habitatu (Czechowski et al., 2002; Mori et al., 2000). *F. sanguinea* přepadá jejich kolonie, odežene nebo zabije dělnice a jejich kukly si přenese do vlastního hnízda, kde se z nich po vylíhnutí stávají otročící mravenci (Mori et al., 2000). Oplozená samička nedokáže založit kolonii samostatně. Při zakládání nové kolonie vniká do hnízd otročících mravenců podrodu *Serviformica* a s jejich pomocí vychovává vlastní dělnice (Bezděčková and Bezděčka, 2011; Czechowski et al., 2002; Mori et al., 2000; Vohralík et al., 2020). Mravenci podrodu *Serviformica*, kteří jsou tímto druhem využíváni jako otročící mravenci, se na výsypce i v okolní krajině nacházeli. *Formica (Serviformica) fusca*, která je podle údajů v literatuře druhem *F. sanguinea* a dalšími dočasnými sociálními parazity mravenců z podrodů *Formica* s. str. a *Coptoformica* a otrokářským mravencem *Polyergus rufescens* využívána (Czechowski et al., 2002), byla v oblasti výsypky poměrně hojná. Nová kolonie druhu *F. sanguinea* však může vzniknout i rozdělením již existující kolonie nebo přijetím samičky do hnízda téhož druhu (Bezděčková and Bezděčka, 2011; Czechowski et al., 2002). Na rozdíl od obligatorních otrokářů, kteří jsou závislí na otročících mravencích, dokáží dělnice *F. sanguinea* samostatně udržovat hnízdo, pečovat o kukly a získávat potravu (Mori et al., 2000). Mohou tedy žít i bez otročících mravenců (Bezděčka and Bezděčková, 2011; Mori et al., 2000). Jedná se navíc o velmi agresivní druh mravence (Czechowski et al., 2002; Mori et al., 2000). V okolní krajině bylo v obou letech

nalezeno 14 druhů mravenců. Stejně jako na výsypkách byly i v ní zaznamenány změny ve složení společenstva mravenců. To však bylo dáno nejpravděpodobněji tím, že sběr probíhal na náhradních stanovištích, protože ta původní byla odtěžena. Ve většině případů byly na ploše výsypek i v okolní krajině nacházeny běžné druhy mravenců.

Nejčastěji nacházenými druhy byly *Lasius niger* a *Myrmica rubra*. Oba druhy jsou eurytopní (Czechowski et al., 2002) a v České republice jsou velmi hojné po celém území od planárního po montánní stupeň (Bezděčka and Bezděčková, 2011). *Lasius niger* se často vyskytuje na teplých a suchých otevřených stanovištích, navíc je silně synantropní (Bezděčka and Bezděčková, 2011; Czechowski et al., 2002; Seifert, 1991; Seifert, 1992; Vohralík et al., 2020) a jedná se o poměrně agresivní druh (Seifert, 1992). *Myrmica rubra* také snadno osidluje antropogenně pozměněná stanoviště a je agresivním druhem. Její kolonie nepotřebují k dokončení životního cyklu dlouhé období vysokých teplot (Radchenko and Elmes, 2010). Oba druhy tvoří početné kolonie – *Lasius niger* tvoří monogynní kolonie, které může tvořit několik stovek až deset tisíc dělnic (Czechowski et al., 2002) a v případě druhu *Myrmica rubra* mohou jednotlivá hnízda čítat několik desítek až osm tisíc dělnic. Průměrná velikost kolonie je kolem tisíce dělnic a většinou je kolonie polygynní s patnácti královnami v průměru. Kolonii může tvořit jedno hnízdo nebo může být polykalní. Průměrná velikost kolonie ostatních druhů rodu *Myrmica* vyskytujících se v Evropě je pro srovnání 200 – 500 dělnic (Radchenko and Elmes, 2010). Tyto vlastnosti nejpravděpodobněji umožnily oběma druhům osídlit plochy v iniciálních stádiích sukcese a stát se silnými kompetitory. Dalšími druhy, které byly zaznamenávány poměrně často, jsou *Formica fusca* a *Myrmica ruginodis*. Zajímavý je nález vzácnějšího druhu *Myrmica gallienii*, který u nás není příliš nacházený (Bezděčková and Bezděčka, 2016; Vohralík et al., 2020) v oblasti Vintířovské výsypky a boreomontánního druhu *Formica lemani*, nalezeného rovněž pouze v oblasti výsypek.

Po přepočtu na jeden transekt bylo zjištěno nejvíce druhů mravenců v okolní krajině (1,75), druhá nejvyšší diverzita byla na plochách vzniklých spontánní sukcesí (0,85), nejnižší diverzita byla zaznamenána na rekultivovaných plochách výsypky (0,60). To je v souladu s výsledky dalších autorů, kteří zjistili nižší počet druhů na rekultivovaných stanovištích ve srovnání s těmi sukcesními nebo s okolní krajinou (Dvořáčková et al., 2018; Holec and Frouz, 2005; Seifert and Prosche, 2017). Moradi et al. (2018) však naopak nezjistil statisticky významný rozdíl mezi počtem druhů mravenců na plochách vzniklých spontánní sukcesí a rekultivovaných plochách. Vyšší druhová diverzita na postindustriálních plochách ponechaných spontánní sukcesí byla zjištěna i u jiných bezobratlých a často byly na takovýchto plochách, které se většinou vyznačují vyšší heterogenitou prostředí než plochy rekultivované, nacházeny i vzácné a ohrožené druhy

(Hendrychová et al., 2008; Hendrychová and Bogusch, 2016; Hodeček et al., 2016; Moradi et al., 2018; Tropek et al., 2014). V případě mravenců však potenciál těchto stanovišť jako refugií pro vzácné nebo ohrožené druhy může být nižší než u jiných taxonů (Dvořáčková et al., 2018; Tropek et al., 2014).

Nahrazení eurytopních druhů mravenců druhy specializovanými v průběhu sukcese nebylo zjištěno. Eurytopní druhy naopak početně převažovaly nad těmi specializovanými bez ohledu na stáří stanoviště. Nebyly zjištěny statisticky významné změny v poměru počtu jedinců eurytopních druhů a specialistů v průběhu času. Abundance eurytopních druhů se statisticky významně neměnila ani se stářím, ani s charakterem lokalit. Abundance lesních specialistů se zvyšovala se stářím lokalit bez ohledu na jejich charakter, ale eurytopní druhy na těchto stanovištích měly abundanci o 1 – 2 řády vyšší, takže poměr abundancí těchto dvou skupin se statisticky významně nezměnil. Nárůst abundance lesních specialistů se stářím stanoviště a jeho sukcesí směrem k lesu se shoduje s výsledky prací Dunger et al. (2001), Seifert and Prosche (2017), kteří studovali sukcesí mravenců na výsypkách a dále prací Gallé et al. (2016), Täuşan et al. (2017), Wieszik et al. (2013), kteří studovali sekundární sukcesí mravenců. Seifert and Prosche (2017) však zjistili na podobně starých lesnický rekultivovaných plochách (45 a 65 let, v mé práci kolem 50 let) dominanci lesních specialistů, kteří na nejstarších stanovištích zcela nahradili druhy preferující otevřená stanoviště. Abundance ostatních specialistů nevykazovala statisticky významný trend v čase, vliv však měl charakter lokality (viz tab. 4 na str. 44). Větší podíl ostatních specialistů byl na plochách vzniklých spontánní sukcesí. Jejich nárůst byl nejvyšší na plochách starých 20 – 30 let.

Z hlediska ekologických nároků na charakter prostředí představovali ostatní specialisté různorodou skupinu. Na stanovištích vzniklých spontánní sukcesí byly poměrně početnými druhy *Formica rufibarbis* a *Manica rubida*. *F. rufibarbis* je xerotermofilním druhem, vyskytuje se tedy na otevřených suchých stanovištích exponovaných slunci (Czechowski et al., 2002; Vohralík et al., 2020), často na řídkých krátkostébelných trávnicích. Vyskytuje se zásadně mimo lesní porosty (Bezděčka and Bezděčková, 2011). *M. rubida* je typickým montánním druhem, vyskytujícím se v nadmořských výškách od 500 do 2000 m n. m., nejčastěji se vyskytuje v nadmořské výšce 700 až 800 m n. m. Obývá osluněná otevřená stanoviště s nízkou xerofilní vegetací (Czechowski et al., 2002) nebo bez vegetace (Bezděčka and Bezděčková, 2011). Vyskytuje se převážně na říčních terasách, loukách a pastvinách (Czechowski et al., 2002), obývá i antropogenně pozměněná stanoviště jako příkopy a krajnice lesních cest (Bezděčka and Bezděčková, 2011). Mezi další druhy, které se vyskytovaly na sukcesních plochách, ale jejich abundance byla nižší, patřil xerotermofilní druh *Myrmica sabuleti*,

preferující slabě zastíněná sušší a teplá stanoviště (Bezděčka and Bezděčková, 2011; Vohralík et al., 2020), který se vyhýbá stinným lesům, podmáčeným nebo vyprahlým místům (Bezděčka and Bezděčková, 2011). Většinou se vyskytuje na loukách a zatravněných dunách, může obývat i paseky (Radchenko and Elmes, 2010), okraje lesů a světlé háje (Bezděčka and Bezděčková, 2011). *Tetramorium caespitum* je semixerofilní, podobně jako předchozí druhy obývá převážně otevřená osluněná suchá stanoviště řídky pokrytá bylinnou vegetací (Bezděčka and Bezděčková, 2011; Czechowski et al., 2002; Wagner et al., 2017). *Formica lemani* je boreomontánním druhem (Czechowski et al., 2002), je chladnomilnější a vlhkomilnější než předchozí druhy. Její hlavní výskyt je nad 700 m n. m. až do alpinského pásma, v inverzních polohách se vyskytuje i níže (Bezděčka and Bezděčková, 2011). Obývá převážně otevřené habitaty, paseky a suché i vlhké horské louky. Příležitostně se vyskytuje v rašeliništích a velmi vzácně ve vlhkých stinných lesích (Czechowski et al., 2002). *Myrmica rugulosa* je termofilním druhem obývajícím suché habitaty, který se vyskytuje převážně na suchých loukách zejména s písčitou půdou. Obecně se vyhýbá místům s těžkou vlhkou půdou. Neobývá také stepi a suché mediteránní biotopy, přestože vyhledává teplé mikrohabitaty. Vyskytuje se také na horských loukách, otevřených houštinách, lesních pasekách, mýtinách a na okrajích lesa, kde se k hnízdu může dostat sluneční svit (Radchenko and Elmes, 2010), a na štěrkopískových říčních terasách (Bezděčka and Bezděčková, 2011; Czechowski et al., 2002). Je poměrně tolerantní vůči antropogenním vlivům (Czechowski et al., 2002; Radchenko and Elmes, 2010). Na rekultivovaných stanovištích byla abundance specialistů ve srovnání s eurytopními druhy velmi nízká. Byly zde nalezeny dva další specializované druhy mravenců, *Myrmica schencki* a *M. lobicornis*, které nebyly zjištěny na sukcesních stanovištích. *M. schencki* je xerothermofilním druhem, ve střední Evropě je jedním z nejvíce termofilních mravenců rodu *Myrmica* (Czechowski et al., 2002). Vyskytuje se na otevřených a dobře osluněných trávnících s nízkou a řídkou vegetací (Bezděčka and Bezděčková, 2011; Vohralík et al., 2020), včetně trávníků v městském prostředí, dále na okrajích světlých hájů (Bezděčka and Bezděčková, 2011) a na otevřených, dobře osluněných lesních stanovištích s lehkými podzolizovanými půdami a chudým bylinným patrem (Czechowski et al., 2002). *M. lobicornis* je boreomontánním druhem. Jeho ekologie však nebyla dostatečně zkoumána. Druh je čtenější v boreálních habitatech, v žádném typu habitatu v rámci svého výskytu však není dominantní (Radchenko and Elmes, 2010). Ostrůvkovitě se vyskytuje v jehličnatých a smíšených lesích, na loukách a pastvinách (Bezděčka and Bezděčková, 2011; Czechowski et al., 2002), včetně xerothermních stanovišť (Czechowski et al., 2002).

Ve většině případů byly zjištěné druhy nalezeny v prostředí, které odpovídá jejich ekologickým nárokům uváděným v literatuře. Několik druhů však bylo zjištěno i na stanovištích, která svým charakterem neodpovídají jejich preferovanému prostředí nebo příliš neodpovídají ekologickým nárokům daných druhů uváděným v literatuře. V rekultivovaném lese byly nalezeny druhy *Myrmica schencki*, *Lasius flavus*, *Formica lemani* a *F. pratensis*. Tyto druhy však mají preferovat otevřená stanoviště a v lesích nemají být příliš hojné (Czechowski et al., 2002). Druhy *Myrmica gallienni* a *M. sabuleti* byly nalezeny v prostředí, které příliš neodpovídá jejich ekologickým nárokům uváděným v literatuře. Oba druhy podle nich mají preferovat otevřená stanoviště, byly však nalezeny na rozdíl od výše zmíněných druhů pouze v rekultivovaných olšínách. *Myrmica gallienni* se má podle údajů v literatuře vyskytovat především na vlhkých loukách (Radchenko and Elmes, 2010). O výskytu tohoto druhu v České republice však není dostatek údajů (Bezděčka and Bezděčková, 2011). Plocha, na které se druh vyskytoval v r. 2001, je asi 800 m vzdálená od stanoviště, kde byl nalezen v r. 2020. *M. sabuleti* se má vyhýbat stinným lesům (Bezděčka and Bezděčková, 2011) a vyskytovat se především na loukách (Radchenko and Elmes, 2010). Přesto, že rekultivovaný les byl poměrně hustý a tím pádem i stinný, nacházela se v něm osluněná místa bez bylinné vegetace, která mohla pro zmíněné druhy představovat vhodná mikrostanoviště. Dalším možným vysvětlením je, že tyto druhy našly na výsypkách vhodná stanoviště v ranějších fázích sukcese a doposud zde přežívají.

Výsledky redundantní analýzy ukazují statisticky významnou interakci mezi zkoumanými plochami a jejich stářím. Výsledky rozkladu variance ukazují, že stáří vysvětlovalo 99,9% z celkové variability vysvětlené charakteristikami ploch a jejich stářím. Tento výsledek znamená, že sukcesní trajektorie jednotlivých ploch nebyly významně odlišné, ale vyvíjely se podobně. Použití chronosekvence tedy představuje vhodnou metodu k odhadování sukcesních změn v průběhu času. To je patrné i z výsledků PCA analýzy, které v obou letech ukázaly podobný trend vývoje společenstev mravenců. Vhodnost využití studia chronosekvence jako alternativy k dlouhodobým studiím prokázal i Mudrák et al. (2016), který zkoumal sukcesí rostlinných společenstev rovněž na Sokolovských výsypkách během 8 let. Vhodnost použití metody „space for time substitution“ pro studium sukcese rostlinných společenstev ukazuje i řada dalších prací (Foster and Tilman, 2000; Molnár and Botta-Dukát, 1998; Rolo et al., 2016). Rácz et al. (2013), který studoval společenstva rovnokřídlých během čtyř let, rovněž uvádí vhodnost použití metody „space for time substitution“. Uvádí však, že pomocí dlouhodobého studia bylo možné lépe zaznamenat změny ve složení společenstva.

7. Závěr

1) Výsledky získané v průběhu sezóny 2020 ukazují, že probíhající sukcesní změny společenstva mravenců na Sokolovských výsypkách získané studiem chronosekvencí se shodují s výsledky získanými pomocí dlouhodobého sledování ploch v čase. Použití chronosekvence (space for time substitution) tedy představuje vhodnou alternativu k dlouhodobému studiu.

2) Porovnáním změn sledovaných stanovišť a změn ve složení společenstev mravenců na nich bylo zjištěno, že se podle předpokladu mírně zvýšil počet druhů vyskytujících se na výsypkách. V průběhu téměř dvou desetiletí uplynulých od předchozího zde provedeného výzkumu došlo stárnutím lesních porostů k podstatnému navýšení objemu mrtvé dřevní hmoty, což umožnilo osídlení dendrofilními druhy. Celkem na ploše výsypek došlo k osídlení pěti druhů, které se zde dříve nevyskytovaly. Všechny tyto druhy patří svými ekologickými nároky mezi specialisty, konkrétně jeden xerotermofilní druh (*Myrmica schencki*), jeden semixerofilní druh (*Tetramorium caespitum*), jeden boreomontánní druh (*Myrmica lobicornis*) a dva dendrofilní druhy (*Camponotus ligniperda* a *Lasius platythorax*). Naopak jeden eurytopní (resp. polytopní) druh zachycený v r. 2001 na výsypce i v okolní krajině (*Formica sanguinea*) nebyl zjištěn.

3) Předpoklad nahrazení eurytopních druhů specialisty vázanými na pokročilejší stadia sukcese nebyl potvrzen. Všechny eurytopní druhy s výjimkou jediného (viz výše) jsou na výsypkách stále přítomny, a jejich abundance vysoce převyšuje abundanci specializovaných druhů. Byl však zjištěn statisticky významný nárůst abundance lesních specialistů se stářím lokality.

4) Na abundanci ostatních specializovaných druhů měl statisticky významný vliv charakter prostředí, přičemž jejich větší abundance byla zjištěna na plochách vzniklých spontánní sukcesí. Nárůst abundance těchto druhů byl nejvyšší na plochách starých 20 – 30 let. Zjištěné druhy se odlišovaly svými ekologickými nároky na charakter prostředí. Byly nalezeny jak termofilní, xerotermofilní a semixerofilní druhy mravenců, které se vyskytují převážně na otevřených suchých a teplých stanovištích, tak i montánní a boreomontánní druhy, které jsou chladnomilnější a vlhkomilnější a vyskytují se v lesích.

Literatura

- AGOSTI D. & COLLINGWOOD C. A., 1987: A provisional list of the Balkan ants (Hym. Formicidae) with a key to worker caste. II. Key to the worker caste, including the European species without the Iberian. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 60: 261-293
- AGOSTI D., MAJER J. D., ALONSO L. E. and SCHULTZ T. R., 2000: *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington and London, 280 pp.
- AMUNDSON R. & JENNY H., 1997: On a state factor model for ecosystems. *BioScience*, 47 (8): 536-543
- ANDERSEN A. N., 1993: Ants as indicators of restoration success at a uranium mine in tropical Australia. *Restoration Ecology*, 1 (3): 156-167
- ANDERSEN A. N., 1995: A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography*, 22: 15-29
- ANDERSEN A. N., FISHER A., HOFFMAN B. D., READ J. L. and RICHARDS R., 2004: Use of terrestrial invertebrates for biodiversity monitoring in Australian rangelands, with particular reference to ants. *Austral Ecology*, 29: 87-92
- ANDERSON R. C. and LOUCKS O. L., 1979: White-tail deer (*Odocoileus virginianus*) influence on structure and composition of *Tsuga canadensis* forest. *Journal of Applied Ecology*, 16: 855-861
- AntWeb. Version 8.58.1, 2021 [online]. California Academy of Science. [cit. 13.6.2021]. Dostupné z: <https://www.antweb.org/>
- BEGON M., HARPER J. L. & TOWNSEND C. R., 1997: *Ekologie: jedinci, populace, společenstva*, Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc, xxiv + 949 pp.
- BEZDĚČKA P., 1982: Lesní mravenci skupiny *Formica rufa* v ČSSR. – Zprávy ČSE, Klíče k určování hmyzu: 139–144
- BEZDĚČKA P. & BEZDĚČKOVÁ K., 2011: *Mravenci ve sbírkách českých, moravských a slezských muzeí. Ants in the collections of Czech, Moravian and Silesian museums*. Muzeum Vysočiny Jihlava, 147 pp.
- BEZDĚČKOVÁ K. & BEZDĚČKA P., 2011: *Ohrožené nelesní druhy mravenců rodu Formica. Formica picea, Formica exsecta, Formica foreli a Formica pressilabris. Endangered non-forest Formica ants. Formica picea, Formica exsecta, Formica foreli and Formica pressilabris*. Muzeum Vysočiny Jihlava, 161 pp.
- BEZDĚČKOVÁ K. & BEZDĚČKA P., 2016: Zajímavé nálezy mravenců (Hymenoptera: Formicidae) z České republiky. Interesting records of ants (Hymenoptera: Formicidae) from the Czech republic. *Acta rerum naturalium*, 19: 23-25
- BISEVAC L. and MAJER J. D., 1999: Comparative study of ant communities of rehabilitated mineral sands mines and heathland, Western Australia. *Restoration Ecology*, 7 (2): 117-126

- BORCHARD F., BUCHHOLZ S., HELBING F., FARTMANN T., 2014: Carabid beetles and spiders as bioindicators for the evaluation of montane heathland restoration on former spruce forests. *Biological conservation*, 178: 185-192
- BOUDINOT B. E., 2015: Contributions to the knowledge of Formicidae (Hymenoptera, Aculeata): a new diagnosis of the family, the first global male-based key to subfamilies, and a treatment of early branching lineages. *European Journal of Taxonomy*, 120: 1-62
- BROWN V. K., 1985: Insect herbivores and plant succession. *Oikos*, 44 (1): 17-22
- BUCHAR J., 1983: Klasifikace druhů pavoučí zvířeny Čech, jako pomůcka k bioindikaci kvality životního prostředí [Die Klassifikation der Spinnenarten Böhmens als ein Hilfsmittel für die Bioindikation der Umwelt]. *Fauna Bohemiae septentrionalis*, 8: 119–135 (in Czech, German summary)
- CAMMERAAT E. L. H. and RISCH A. C., 2008: The impact of ants on mineral soil properties and processes at different spatial scales. *Journal of Applied Entomology*, 132 (4): 285-294
- CONNELL J. H. & SLATYER R. O., 1977: Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111: 1119-1144
- COOPER C. R. M., 2018: Simplifying the use of ants as bioindicators on mine sites. MSc by research thesis. University of York, Department of biology, York, 230 pp.
- CORBET S. A., 1995: Insects, plants and succession: advantages of long-term set-aside. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 53: 201-217
- CZECHOWSKI W., RADCHENKO A., CZECHOWSKA W., 2002: *The Ants (Hymenoptera: Formicidae) of Poland*. Museum and Institute of Zoology PAS Warszawa, 200 pp.
- DAMGAARD C., 2019: A critique of the space-for-time substitution practice in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 34 (5): 416-421
- DAUBER J. and WOLTERS V., 2005: Colonization of temperate grassland by ants. *Basic and Applied Ecology*, 6: 83-91
- DAVIDSON D. W., 1993: The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. *Oikos*, 68 (1): 23-35
- de BRUYN L. A. L. and CONACHER A. J., 1990: The role of termites and ants in soil modification – a review. *Australian Journal of Soil Research*, 28: 55-93
- DEKONINCK W., HENDRICKX F., DETHIER M. and MAELFAIT J.-P., 2010: Forest succession endangers the special ant fauna of abandoned quarries along the river Meuse (Wallonia, Belgium). *Restoration Ecology*, 18 (5): 681-690
- DLUSSKIJ G. M., 1967: [Ants of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae, g. *Formica*)]. Nauka, Moskva, 236 pp. [In Russian]
- DUNGER W., WANNER M., HAUSER H., HOHBERG K., SCHULTZ H.-J., SCHWALBE T., SEIFERT B., VOGEL J., VOIGTLÄNDER K., ZIMDARS B. and ZULKA K. P., 2001:

- Development of soil fauna at mine sites during 46 years after afforestation. *Pedobiologia*, 45: 243-271
- DVOŘÁČKOVÁ M., PECH M., PRAUSOVÁ R. and HORÁK J., 2018: Diversity of ant community in ore sedimentation basin under different regimes of reclamation. *Polish Journal of Ecology*, 66 (2): 139-152
- EDKINS M. T., KRUGER L. M., HARRIS K. and MIDGLEY J. J., 2008: Baobabs and elephants in Krueger National Park: nowhere to hide. *African Journal of Ecology*, 46 (2): 119-125
- FARKAČ J., KOPECKÝ T. & VESELÝ P., 2006: Využití střevlíkovitých brouků (*Coleoptera: Carabidae*) fauny Slovenska k indikaci kvality prostředí. *Ochrana přírody, Banská Bystrica*, 25: 226-242
- FOLGARAIT P. J., 1998: Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation*, 7: 1221-1244
- FOSTER B. L. & TILMAN D., 2000: Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology*, 146: 1-10
- FROUZ J., 2006: Soil and soil biota in reclaimed and non-reclaimed post mining sites. Pp. 215-221. In: BARNHISEL R. I. (Ed.): Reclamation: Supporting future generations. Proceedings of 10th Billings Land Reclamation Symposium, June 4 – 8, 2006, Billings, Montana
- FROUZ J. and JÍLKOVÁ V., 2008: The effect of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 11: 191-199
- FROUZ J., KEPLIN B., PIŽL V., TAJOVSKÝ K., STARÝ J., LUKEŠOVÁ A., NOVÁKOVÁ A., BALÍK V., HÁNĚL L., MATERNA J., DÜKER C., CHALUPSKÝ J., RUSEK J., HEINKELE T., 2001: Soil biota and upper soil layer development in two contrasting post-mining chronosequences. *Ecological Engineering*, 17: 275-284
- FROUZ J., PIŽL V., TAJOVSKÝ K., 2007: The effect of earthworms and other saprophagous macrofauna on soil microstructure in reclaimed and un-reclaimed post-mining sites in Central Europe. *European Journal of Soil Biology*, 43: S184-S189
- FROUZ J., PRACH K., PIŽL V., HÁNĚL L., STARÝ J., TAJOVSKÝ K., MATERNA J., BALÍK V., KALČÍK J., ŘEHOUNKOVÁ K., 2008: Interactions between soil development, vegetation and soil fauna during spontaneous succession in post mining sites. *European Journal of Soil Biology*, 44: 109-121
- GALLÉ L., 1991: Structure and succession of ant assemblages in a north European sand dune area. *Holarctic Ecology*, 14: 31-37
- GALLÉ L., KÖRMÖCZI L., HORNING E. and KERÉKES J., 1998: Structure of ant assemblages in a Middle-European successional sand-dune area. *Tiscia*, 31: 19-28
- GALLÉ L., TORMA A. and MAÁK I., 2016: The effect of forest age and habitat structure on the ground-dwelling ant assemblages of lowland poplar plantations. *Agricultural and Forest Entomology*, 18: 151-156

- GHANNEM S., TOUAYLIA S. & BOUMAIZA M., 2017: Beetles (*Insecta: Coleoptera*) as bioindicators of the assessment of environmental pollution. *Human and Ecological Risk Assessment: An International Journal*, 24: 456-464
- GIBSON C. W. D. & BROWN V. K., 1985: Plant succession. *Progress in Physical Geography*, 9 (4): 473-493
- GORB E. and GORB S., 2003: Seed dispersal by ants in a deciduous forest ecosystem: Mechanisms, strategies, Adaptations. Kluwer Academic Publishers, 226 pp.
- HANDEL S. N. and BEATTIE A. J., 1990: Seed dispersal by ants. *Scientific American*, 263 (2): 76-83
- HEJKAL J., 1985: The development of carabid fauna (*Coleoptera, Carabidae*) on spoil banks under condition of primary succession. *Acta entomologica bohemoslovaca*, 82 (5): 321-346
- HENDRIX S. D., BROWN V. K. & DINGLE H., 1988: Arthropod guild structure during early old field succession in a New and Old World site. *The Journal of Animal Ecology*, 57 (3): 1053-1065
- HENDRYCHOVÁ M. and BOGUSCH P., 2016: Combination of reclaimed and unreclaimed sites is the best practice for protection of aculeate Hymenoptera species on brown coal spoil heaps. *Journal of Insect Conservation*, 20 (5): 807-820
- HENDRYCHOVÁ M., ŠÁLEK M. & ČERVENKOVÁ A., 2008: Invertebrate communities in man-made and spontaneously developed forests on spoil heaps after coal mining. *Journal of Landscape Studies*, 1: 169-187
- HODEČEK J., KURAS T., SIPOS J., DOLNÝ A., 2016: Role of reclamation in the formation of functional structure of beetle communities: A different approach to restoration. *Ecological Engineering*, 94: 537-544
- HOKKANEN H. and RAATIKAINEN M., 1977: Faunal communities of the field stratum and their succession in reserved fields. *Journal of the Scientific Agricultural Society of Finland*, 49: 390-405
- HOLEC M., FROUZ J., 2005: Ant (Hymenoptera: Formicidae) communities in reclaimed and unreclaimed brown coal mining spoil dumps in the Czech Republic. *Pedobiologia*, 49: 345-357
- HÖLLDOBLER B., WILSON E. O., 1990: *The Ants*. Belknap Press (Harvard University Press), Cambridge (Massachusetts), XIII + 732 pp. + 12 pl.
- HÖLLDOBLER B., WILSON E. O., 1997: *Cesta k mravencům*. Academia, Praha, 198 pp.
- HŮRKA K., VESELÝ P. & FARKAČ J., 1996: Využití střevlíkovitých (*Coleoptera: Carabidae*) k indikaci kvality prostředí. *Klapalekiana*, 32: 15-26
- CHANG C. C. and TURNER B. L., 2019: Ecological succession in a changing world. *Journal of Ecology*, 107 (2): 503-509
- CHEN H. Y. H. and TAYLOR A. R., 2012: A test of ecological succession hypotheses using 55- year time-series data for 631 boreal forest stands. *Global Ecology and Biogeography*, 21 (4): 441-454

- CHRISTIANINI A. V., OLIVEIRA P. S., 2010: Birds and ants provide complementary seed dispersal in a neotropical savanna. *Journal of Ecology*, 98 (3): 573-582
- CHUMAN T., 2008: Přirozená obnova těžebních útvarů: Sukcese vegetace a vývoj půd na příkladu granodioritových lomů a výsypek na Skutečsku. Dizertační práce. Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Katedra fyzické geografie a geoekologie, Praha, 129 pp.
- JACKSON G. P. and FOX B. J., 1996: Comparison of regeneration following burning, clearing or mineral sand mining at Tomago, NSW: II. Succession of ant assemblages in coastal forest. *Australian Journal of Ecology*, 21: 200-216
- JACOBS O. S. & BIGGS R., 2002: The impact of the African elephant on marula trees in the Krueger National Park. *South African Journal of Wildlife Research*, 32 (1): 13-22
- JÁRDÁN Cs., GALLÉ L. and MARGÓCZI K., 1993: Ant assemblage composition in successional Hungarian sand dune area. *Tiscia*, 27: 9-15
- JOHNSGARD P. A. & RICKARD W. H., 1957: The relation of spring bird distribution to a vegetation mosaic in Southeastern Washington. *Ecology*, 38 (1): 171-174
- JOHNSON E. A., 1979: Succession an unfinished revolution. *Ecology*, 60 (1): 238-240
- JOHNSON E. A. and MIYANISHI K., 2008: Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters*, 11: 419-431
- JOUQUET P., BOTTINELLI N., SHANBHAG R. R., BOURGUIGNON T., TRAORÉ S., ABBASI S. A., 2016: Termites: the neglected soil engineers of tropical soils. *Soil Science*, 181: 157-165
- KĘDZIOR R., SKALSKI T., SZWALEC A., MUNDAŁA P., 2014: Diversity of carabid beetle assemblages (*Coleoptera: Carabidae*) in a post-industrial slag deposition area. *Baltic Journal of Coleopterology*, 14 (2): 219-228
- KĘDZIOR R., SZWALEC A., MUNDAŁA P., SKALSKI T., 2017: Ground beetle assemblages in recultivated and spontaneously regenerated forest ecosystems on post-industrial areas. *Sylvan*, 161 (6): 512-518
- KOIVULA M. J., 2011: Useful model organisms, indicators, or both? Ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*) reflecting environmental conditions. *ZooKeys*, 100: 287-317
- KOTZE D. J., BRANDMAYR P., CASALE A., DAUFFY-RICHARD E., DEKONINCK W., KOIVULA M. J., LÖVEI G. L., MOSSAKOWSKI D., NOORDIJK J., PAARMANN W., PIZZOLOTTO R., SASKA P., SCHWERK A., SERRANO J., SZYSZKO J., TABOADA A., TURIN H., VENN S., VERMEULEN R. and ZETTO T., 2011: Forty years of carabid beetle research in Europe - from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat assessment and conservation. *ZooKeys*, 100: 55-148
- LAVELLE P., 1988: Earthworm activities and the soil system. *Biology and Fertility of Soils*, 6: 237-251
- LAVELLE P., DECAËNS T., AUBERT M., BAROT S., BLOUIN M., BUREAU F., MARGERIE P., MORA P., ROSSI J.-P., 2006: Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology*, 42: S3-S15

- LAW B. S. & DICKMAN C. R., 1998: The use of habitat mosaics by terrestrial vertebrate fauna: implications for conservation and management. *Biodiversity & Conservation*, 7: 323-333
- LENGYEL S., GOVE A. D., LATIMER A. M., MAJER J. D., DUNN R. R., 2010: Convergent evolution of seed dispersal by ants, and phylogeny and biogeography in flowering plants: A global survey. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12: 43-55
- LÖVEI G. L. & SUNDERLAND K. D., 1996: Ecology and behaviour of ground beetles (*Coleoptera: Carabidae*). *Annual Review of Entomology*, 41: 231-256
- MAELFAIT J.-P. and HENDRICKX F., 1997: Spiders as bio-indicators of anthropogenic stress in natural and semi-natural habitats in Flanders (Belgium): some recent development. *Proceedings of the 17th European Colloquium of Arachnology*, Edinburgh, pp. 293-300
- MAJER J. D., 1983: Ants: Bio-indicators of minesite rehabilitation, land-use, and land conservation. *Environmental Management*, 7 (4): 375-383
- MAJER J. D., 1985: Recolonization by ants of rehabilitated mineral sand mines on North Stradbroke Island, Queensland, with particular reference to seed removal. *Australian Journal of Ecology*, 10: 31-48
- MAJER J. D., DAY J. E., KABAY E. D. and PERRIMAN W. S., 1984: Recolonization by ants in bauxite mines rehabilitated by a number of different methods. *Journal of Applied Ecology*, 21: 355-375
- MAJER J. D. and NICHOLS O. G., 1998: Long-term recolonization patterns of ants in Western Australian rehabilitated bauxite mines with reference to their use as indicators of restoration success. *Journal of Applied Ecology*, 35 (1): 161-182
- MANTIČ M. and STANOVSKÝ J., 1990: Příspěvek k poznání střevlíkovitých brouků města Ostravy (*Coleoptera, Carabidae*). *Zprávy Čs. společnosti entomologické při ČSAV*, 26: 67-86
- MARC P., CANARD A., YSNE F., 1999: Spiders (*Araneae*) useful for pest limitation and bioindication. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 74: 229-273
- MOLNÁR V. and BOTTA-DUKÁT K., 1998: Improved space-for-time substitution for hypothesis generation: secondary grasslands with documented site history in SE-Hungary. *Phytocoenologia*, 28 (1): 1-29
- MORADI J., POTOCKÝ P., KOČÁREK P., BARTUŠKA M., TAJOVSKÝ K., TICHÁNEK F., FROUZ J., TROPEK R., 2018: Influence of surface flattening on biodiversity of terrestrial arthropods during early successional stages of brown coal spoil heap restoration. *Journal of Environmental Management*, 220: 1-7
- MORAVEC J., 1969: Succession of plant communities and soil development. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 4: 133-164
- MORI A., GRASSO D. A. and Le MOLI F., 2000: Raiding and foraging behaviour of the blood-red ant, *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Insect Behaviour*, 13(3): 421-438

- MRZLJAK J., WIEGLEB G., 2000: Spider colonization of former brown coal mining areas – time or structure dependent?. *Landscape and Urban Planning*, 51: 131-146
- MUDRÁK O, DOLEŽAL J., FROUZ J., 2016: Initial species composition predicts the progress in the spontaneous succession on post-mining sites. *Ecological Engineering*, 95: 665-670
- NENADÁL S., 1987: Sukcese střevlíkovitých na rekultivované skládce slévárenského odpadu u Stržanova v CHKO Žďárské vrchy. *Zprávy Čs. společnosti entomologické při ČSAV*, 23: 25-32
- NIEMELÄ J., HAILA Y. and PUNTTILA P., 1996: The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates across succession gradient. *Ecography*, 19: 352-368
- PEKÁR S., 1997: Changes in epigeic spider community in primary succession on brown-coal dump. *Arachnologische Mitteilungen*, 14: 40-50
- PETAL J., 1978: The role of ants in ecosystems. Pp. 293-325. In: BRIAN M. V. (Ed.): *Production ecology of ants and termites*. Cambridge: Cambridge University Press, 409 pp.
- PICKETT S. T. A., 1989: Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. Pp. 110-135. In: LIKENS G. E. (Ed.): *Long-term studies in ecology*. Springer-Verlag New York, xvi + 214 pp.
- PICKETT S. T. A., COLLINS S. L. & ARMESTO J. J., 1987: Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review*, 53 (3): 335-371
- PISARSKI B. and VEPSÄLÄINEN K., 1989: Competition hierarchies in the ant communities (*Hymenoptera: Formicidae*). *Annales Zoologici*, 42 (13): 321-328
- PRACH K. & PYŠEK P., 2001: Using spontaneous succession for restoration of human-disturbed habitats: Experience from Central Europe. *Ecological engineering*, 17: 55-62
- PRACH K. and WALKER L. R., 2011: Four opportunities for studies of ecological succession. *Trends in Ecology and Evolution*, 26 (3): 119-123
- PRUCHNIEWICZ D. & ZOŁNIERZ L., 2017: The influence of *Calamagrostis epigejos* expansion on species composition and soil properties of mountain mesic meadows. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 86: 1-11
- PUNTTILA P., 1996: Succession, forest fragmentation, and the distribution of wood ants. *Oikos*, 75: 291-298
- PUNTTILA P. & HAILA Y., 1996: Colonisation of a burned forest by ant in the southern Finnish Boreal Forest. *Silva Fennica*, 30 (4): 421-435
- PUNTTILA P., HAILA Y., PAJUNEN T. and TUKIA H., 1991: Colonisation of a clearcut forests by ants in the southern Finnish taiga: a quantitative survey. *Oikos*, 61 (2): 250-262
- RÁCZ I. A., DÉRI E., KISFALI M., BATIZ Z., VARGA K., SZABÓ G., LENGYEL S., 2013: Early changes of orthopteran assemblages after grassland restoration: a comparison of space-for-time substitution versus repeated measures monitoring. *Biodiversity and Conservation*, 22 (10): 2321-2335

- RADCHENKO A. G. & ELMES G. W., 2010: *Myrmica ants (Hymenoptera: Formicidae) of the Old World*. Fauna Mundi, Vol. 3. Natura Optima Dux Foundation, Warszawa, 789 pp.
- RAINIO J. & NIEMELÄ J., 2003: Ground beetles (*Coleoptera: Carabidae*) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, 12: 487-506
- RICARTE A., MARCOS-GARCÍA M. Á. & MORENO C. E., 2011: Assessing the effects of vegetation type on hoverfly (Diptera: Syrphidae) diversity in a Mediterranean landscape: implications for conservation. *Journal for Insect Conservation*, 15: 865-877
- ROLO V., OLIVIER P. I., GULDEMOND R. A. R. & van AARDE R. J., 2016: Validating space-for-time substitution in a new-growth coastal dune forest. *Applied Vegetation Science*, 19: 235-243
- ROUBÍČKOVÁ A., 2013: Interactions of soil fauna and plants during succession on spoil heaps after brown coal mining. Ph. D. Thesis. Charles University in Prague, Faculty of Science, Institute for Environmental Studies, Prague, 84 pp.
- SEIFERT B., 1989: *Camponotus herculeanus* (LINNÉ, 1758) und *Camponotus ligniperda* (Latr., 1802) – Determination der weiblichen Kasten, Verbreitung und Habitatwahl in Mitteleuropa. *Entomologische Nachrichten und Berichte*, 33: 1-7
- SEIFERT B., 1991: *Lasius platythorax* n. sp., a widespread sibling species of *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologia Generalis*, 16 (1): 69-81
- SEIFERT B., 1992: A taxonomic revision of the Palaearctic members of the ant subgenus *Lasius* s. str. (Hymenoptera: Formicidae). *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz*, 66 (5): 1-67
- SEIFERT B., 2017: The ecology of Central European non-arboreal ants – 37 years of broad-spectrum analysis under permanent taxonomic control. *Soil Organisms*, 89 (1): 1-67
- SEIFERT B. and PROSCHE A., 2017: Long-term development of ant assemblages of recultivated woodland and free-succession open-land habitats in a former strip mining area. *Soil organisms*, 89 (3): 157-176
- SEIFERT B. & SCHULTZ R., 2009: A taxonomic revision of the *Formica rufibarbis* Fabricius, 1793 group (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological news*, 12: 255-272
- SCHWERK A., 2014: Changes in carabid beetle fauna (*Coleoptera: Carabidae*) along successional gradients in post-industrial areas in Central Poland. *European Journal of Entomology*, 111 (5): 677-685
- SIPOS J., HODECEK J., KURAS T. and DOLNY A., 2017: Principal determinants of species and functional diversity of carabid beetle assemblages during succession at post-industrial sites. *Bulletin of Entomological Research*, 107: 466-477
- SLAMOVA I., KLECKA J. & KONVICKA M., 2012: Woodland and grassland mosaic from a butterfly perspective: habitat use by *Erebia aethiops* (Lepidoptera: Satyridae). *Insect Conservation and Diversity*, 6 (3): 243-254

- STYRSKY J. D. and EUBANKS M. D., 2007: Ecological consequences of interactions between ants and honeydew-producing insects. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274: 151-164
- SYERS J. K. and SPRINGETT J. A., 1984: Earthworms and soil fertility. *Plant and Soil*, 76: 93-104
- TĂUȘAN I., DAUBER J., TRICĂ M. R. and MARKÓ B., 2017: Succession in ant communities (*Hymenoptera: Formicidae*) in deciduous forest clear-cuts – an Eastern European case study. *European Journal of Entomology*, 114: 92-100
- TIEDE Y., SCHLAUTMANN J., DONOSO D. A., WALLIS CH. I. B., BENDIX J., BRANDL R., FARWIG N., 2017: Ants as indicators of environmental change and ecosystem processes. *Ecological Indicators*, 83: 527-537
- TILMAN D., 1985: The resource-ratio hypothesis of plant succession. *The American Naturalist*, 125 (6): 827-852
- TROPEK R., ČERNÁ I., STRAKA J., KADLEC T., PECH P., TICHÁNEK F., ŠEBEK P., 2014: Restoration management of fly ash deposits crucially influence their conservation potential for terrestrial arthropods. *Ecological Engineering*, 73: 45-52
- TSCHARNTKE T., BATÁRY P. & DORMANN C. F., 2011: Set-aside management: How do succession, sowing patterns and landscape context affect biodiversity?. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 143: 37-44
- UNDERWOOD E. C. & FISHER B. L., 2006: The role of ants in conservation monitoring: If, when, and how. *Biological Conservation*, 132: 166-182
- van SCHAGEN J., 1986: Recolonization by ants and other invertebrates in rehabilitated coal mine sites near Collie, Western Australia. Western Australian Institute of Technology, vii + 17 pp.
- VOHRALÍK V., WERNER P. & AMCHA P., 2020: Mravenci (*Hymenoptera: Formicidae*) Dolního Pojizeří. Ants (*Hymenoptera: Formicidae*) of the Dolní Pojizeří region (Czech Republic). *Klapalekiana*, 56: 271-291
- WAGNER H. C., ARTHOFER W., SEIFERT B., MUSTER C., STEINER F. M. & SCHLICK-STEINER B. C., 2017: Light at the end of the tunnel: Integrative taxonomy delimits cryptic species in the *Tetramorium caespitum* complex (*Hymenoptera: Formicidae*). *Myrmecological News*, 25: 95-129
- WERNER P., BEZDĚČKA P., BEZDĚČKOVÁ K., PECH P., 2018: An updated checklist of the ants (*Hymenoptera, Formicidae*) of the Czech Republic. *Acta rerum naturalium*, 22: 5-12
- WIEZIK M., SVITOK M., WIEZIKOVÁ A., DOVČIAK M., 2013: Shrub encroachment alters composition and diversity of ant communities in abandoned grasslands of western Carpathians. *Biodiversity and Conservation*, 22: 2305-2320
- WILSON E. O. and HÖLLDOBLER B., 2005: The rise of the ants: A phylogenetic and ecological explanation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102 (21): 7411-7414

WOGAN G. O. U. and WANG I. J., 2017: The value of space-for-time substitution for studying fine-scale microevolutionary processes. *Ecography*, 41 (9): 1456-1468

WOLFF A. and DEBUSSCHE M., 1999: Ants as seed dispersers in a Mediterranean old-field succession. *Oikos*, 84: 443-452

WOOD T. G., 1988: Termites and the soil environment. *Biology and fertility of soils*, 6: 228-236

ŽDÁREK J., 2013: *Hmyzí rodiny a státy*. Academia, Praha, 584 pp.